Beiblatt zu den Botanischen Jahrbüchern.

Nr. 88.

Band XXXVIII. Ausgegeben am 12. März 1907. Heft 4/5.

Untersuchungen über die Verbreitungsmittel von gesteinbewohnenden Flechten im Hochgebirge mit Beziehung zu ihrem Thallusbau.

Von

Paul Beckmann

Dessau in Anhalt.

Mit 10 Figuren im Text.

(Arbeit aus dem Laboratorium des Kön. botan. Gartens und Museums zu Berlin.)

In vorliegender Arbeit sollen die verschiedenen Verbreitungsmittel der Krustenflechten im Hochgebirge im einzelnen und zwar hauptsächlich im Anschluß an ihren Thallusbau untersucht und einer eingehenden Betrachtung unterzogen werden. Neben der fruktifikativen Vermehrung durch Sporen, die bei den meisten Familien der Krustenflechten nur in Betracht kommt, findet sich auch bei einigen eine vegetative Vermehrung teils durch Soredien und Hymenialgonidien, teils durch Thallusfragmente.

Wie die höheren Pflanzen besondere Verbreitungsmittel im Laufe ihrer Entwicklung herausgebildet und diese den klimatischen und lokalen Verhältnissen angepaßt haben, so haben auch die Krustenflechten besondere Prolifikationsmittel während ihrer Phylogenie entwickelt, die sich ebenfalls ihren Standortsverhältnissen angepaßt haben. Als ein solches Verbreitungsmittel ist die Vermehrung der Flechtenindividuen durch Thallusfragmente zu betrachten, welche Fortpflanzungsweise erst durch die Areolierung des Thallus bedingt und ermöglicht ist und bei den Krustenflechten im Hochgebirge eine häufige Erscheinung darstellt. Die Untersuchungen wurden im Berliner Botanischen Museum ausgeführt. Allen denjenigen Herren, die mich bei meinen Untersuchungen durch Zusendung von Material unterstützt haben, sei an dieser Stelle mein Dank ausgesprochen; insbesondere Herrn Geheimrat Prof. Dr. A. Engler, der mir die Flechtensammlungen des Berliner Herbariums zur Verfügung stellte und dem ich auch für manche Anregung zu großem Danke verpflichtet bin, ferner Herrn Prof. Dr. G. Lindau, der mir während meiner Untersuchungen mit seinem Rat gern zur Seite stand.

Geschichtliche Einleitung.

Über die Verbreitungsmittel der gesteinbewohnenden Flechten im Hochgebirge liegen bisher keine zusammenfassenden Arbeiten vor. Es finden sich äußerst zerstreut in der Literatur einzelne Angaben und Beobachtungen, welche die Frage streichen oder berühren.

Wie auf jedem anderen Gebiete der Botanik, so wandte man sich auch in der Lichenologie zuerst der Systematik zu. Die ersten Arbeiten waren rein systematischen Inhalts. Erst gegen Ende des vorigen Jahrhunderts, nachdem die klassischen Arbeiten von Schwendener über den Thallusbau (34) erschienen waren und die Fachgenossen zu weiterer Tätigkeit anregten, brachte man der anatomischen und physiologisch-biologischen Seite der Flechtenkunde mehr Beachtung entgegen. Schwendener beschäftigt sich zunächst mit den Laub- und Strauchflechten, deren Thallusbau er eingehend studiert; im Anschluß hieran bespricht er physiologische und entwicklungsgeschichtliche Fragen. An diese epochemachende Abhandlung schließt sich eine von Frank (11) veröffentlichte Arbeit über die biologischen Verhältnisse des Flechtenthallus rindenbewohnender Krustenflechten. In der obigen Abhandlung setzt Frank die Entstehung der Areolen und die Thallusbildung auseinander und kommt an Hand seiner Untersuchungen zu folgenden, wichtigen Punkten. Die Kolonisierung des Thallus durch die Algen kann von einem oder mehreren getrennten Punkten aus stattfinden, die später zusammenfließen und dem Thallus eine einheitliche Gestaltung geben. Betreffs der Entstehung der Gonidien im Flechtenthallus unterscheidet er zwei Fälle. Im ersteren Falle sind die Gonidien Nachkommen der schon ursprünglich in den ersten Anfängen des Flechtenthallus vorhandenen Gonidien — dies sei der weitaus verbreitetste Fall — im andern Falle wandern die Gonidien in zahlreichen Einzelindividuen von außen nach innen in den wachsenden Thallus ein, wo sie sich dann vermehren. Die Felderung bei *Arthonia vulgaris* rührt nach Ansicht von Frank zum Teil daher, daß die durch die Einwanderung der Gonidien entstandenen weißen Flecke, die anfangs durch Saumlinien von einander geschieden waren, erst nach und nach in Berührung kommen.

Sodann vergingen einige Dezennien, ohne daß auf diesem Gebiete etwas Neues und Wichtiges geleistet worden ist. Erst gegen Ende des Jahrhunderts haben einige Flechtenforscher der Anatomie der Krustenflechten wiederum größeres Interesse zugewendet. Mit wenigen Ausnahmen beziehen sich die Untersuchungen auf Kalkflechten, deren anatomischen Aufbau und Abhängigkeit vom Substrat man eingehend studierte. Daß es gerade die Kalkflechten waren, die man zum Gegenstand der ersten Thallusuntersuchungen machte, erklärt sich aus der leichteren Freipräparation des Thallus, die nötig ist, um sich ein klares Bild von den herrschenden anatomischen Verhältnissen zu machen. Um einen Einblick in die anatomische

Struktur der Kalkflechten zu erhalten, löste man den kohlensauren Kalk mit Salzsäure und der endolithische Thallus trat in seiner ursprünglichen Beschaffenheit und Lage zutage. Dagegen stößt man bei den Kieselflechten auf weit größere Präparationsschwierigkeiten, die das Arbeiten äußerst erschweren.

Schon im Jahre 1853 ist eine Arbeit von A. v. Krempelhuber (19) über Diplotomma calcareum erschienen, in der Verfasser zuerst die habituellen Eigentümlichkeiten der Kalkflechte beschreibt. Er hat auch der Areolierung bereits ein größeres Interesse entgegengebracht als andere Forscher seiner Zeit. Er sagt, »daß die Areolen durch sehr feine Ritzen von einander getrennt sind, und daß angefeuchtet die Risse verschwinden und der Thallus dann vollkommen zusammenhängend erscheint.« Daran schließt sich eine genaue Beschreibung der anatomischen Verhältnisse des Thallusbaues. Am Schluß der Arbeit erwähnt er kurz das Ausbröckeln des Thallus, das meistens am Ende der Lebensperiode der Flechte stattfindet.

Im Jahre 1886 veröffentlichte Zukal (49) eine Arbeit über die Reservestoffbehälter bei Kalkflechten. In der genannten Abhandlung beschreibt Zukal die kugeligen, blasigen Erweiterungen der Hyphen, die man seitdem »Sphäroidzellen« genannt hat, in sehr eingehender Weise. Er versucht die histologische und physiologische Bedeutung der blasigen Gebilde festzustellen und kommt zu dem Resultat, daß die Sphäroidzellen nichts anderes als angeschwollene Zellen der Hyphen sind, die ein fettiges Öl enthalten; daraus zieht Zukal den Schluß, daß sie als Reservestoffbehälter zu betrachten seien. Bei den Verrucarien erreichen die Sphäroidzellen ihre höchste Entwicklung.

Im Jahre 1890 und 1892 erschienen drei Arbeiten von Bachmann (2, 3, 4), die den Thallusbau der Kalkflechten und ihre Beziehungen zum Substrat klarlegen sollten. Verfasser widerlegt die falsche Auffassung von Zukal, welcher der Meinung ist, daß der Kalk von der Flechte ausgeschieden wird. Es ist also nach Zukals Ansicht der Flechtenthallus das primäre, während der Kalk das sekundäre ist. Die beiden ersten Arbeiten von Bachmann bringen über die feineren Strukturverhältnisse sowie über das Entstehen und die Bedeutung der Sphäroidzellen viele neue Gesichtspunkte, die ich leider nicht alle einer ausführlichen Besprechung unterziehen kann. Bekanntlich ist der Thallus vieler Kalkflechten fast ganz im Kalkgestein versenkt und erreicht innerhalb des Substrates seine mächtigste Entwicklung, im Gegensatz zu den Kieselflechten, deren Thallus auf der Oberfläche des Gesteins seine kräftigste Ausbildung erlangt. Bei den Kalkflechten hat man außerhalb des Kalkes nur eine dünne Schicht, die aus sogenannten »Deckhyphen« besteht. Auf welche Weise sich die zarten Hyphen in das Gestein mehrere Millimeter tief einbohren, das ist noch eine offene Frage. Es liegen zwei bzw. drei Möglichkeiten vor. Nach der Meinung der einen dringen die Hyphen mit mechanischer Gewalt in den Kalk ein; nach der

Meinung der anderen sondern die Hyphen einen Stoff ab, der den Kalk auflöst und ihnen einen Weg in das Gestein bahnt. Die erste Ansicht ist nicht ganz einleuchtend, während die zweite mehr Wahrscheinlichkeit verbirgt. Dieser Ansicht schließt sich auch Bachmann an. Nach Wallroth besteht noch eine dritte Möglichkeit, daß nämlich nur die rhizoidalen Hyphen eine saure Flüssigkeit absondern, durch die sie den Kalk auflösen. Bei den Kalkflechten scheint mithin der rhizoidale Teil neben der Anheftung hauptsächlich auch der Funktion der Ernährung zu dienen, während die Rhizinen der Kieselflechten nach neueren Untersuchungen wahrscheinlich nur die Funktion der Befestigung des Thallus zu erfüllen haben. Man sieht auch nicht ein, warum ein Thallus, der schon ganz im Substrat eingebettet liegt, noch Rhizinen entwickelt. Diese müssen eine andere Funktion als die der Befestigung zu versehen haben. In seiner dritten Arbeit »Über den Thallus der Kalkflechten« spricht sich Bachmann zu Anfang über die vor ihm angewandten, unvollkommenen Präparationsmethoden betreffend den Thallus der Kalkflechten aus. Er selbst wendet eine feinere Untersuchungsmethode an; er stellt Dünnschliffe durch das Gestein her, die ihm die Hyphen in ihrer ursprünglichen Lage und Gestalt zeigen. Gleich den rindenbewohnenden Krustenflechten unterscheidet er bei den calciseden Flechten solche mit oberirdischem Thallus und solche mit unterirdischem Thallus. Bei letzteren entwickeln sich der Thallus sowohl wie die Apothecien innerhalb des Kalkes. In dem rhizoidalen Teile befinden sich die von Zukal entdeckten Sphäroidzellen. Welche Funktion diese Zellen zu erfüllen haben, darüber äußert sich Bachmann nicht. Erst angestellte Versuche könnten uns nach Ansicht Bachmanns über die physiologische Bedeutung dieser Gebilde aufklären. Bezüglich des Eindringens der zarten Hyphen neigt Verfasser der Anschauung zu, daß die Hyphen einen chemischen Stoff absondern, der den Kalk auflöst. Einige Jahre später erschien eine Arbeit von Fünfstück (15), welche die Fettabscheidung der Kalkflechten zum Thema hat. Verfasser beschäftigt sich im Anschluß an den Thallusbau der Kalkflechten ebenfalls wie Zukal mit den Sphäroidzellen, die der eben genannte Autor als »Reservestoffbehälter« bezeichnet hat, und gelangt zu folgenden Resultaten. Bei den Kalkflechten lassen sich nach Auffassung von Fünfstück zwei Gruppen unterscheiden; die erste Gruppe umfaßt alle diejenigen Krustenflechten, die ihren Thallus nur zum Teil — nur den rhizoidalen Teil — in das Gestein versenken, diese nennt er »epilithische Arten«, während die anderen fast vollständig innerhalb des Kalkes vegetieren und relativ tief in das Substrat eindringen; diesen gibt er den Namen »endolithische Arten«. Bei beiden Klassen tritt ferner ein Unterschied in der Beziehung auf, daß die endolithischen Arten nur eine schwach entwickelte Gonidienzone im Gegensatz zu den epilithischen Kalkflechten besitzen. Im Verlauf seiner Untersuchungen kommt Fünfstück auf die Fettproduktion zu sprechen und äußert sich dahin, daß die Fettabscheidung und Ölbildung in

erster Linie nur in karbonathaltigem Gestein erfolgt, während dieselbe in einem von kohlensauren Salzen freien Substrat fast gänzlich unterbleibt. Mithin steht die Fettabscheidung in ganz bestimmter Beziehung zur chemischen Beschaffenheit des Substrates; je reicher das Gestein an Karbonaten ist, desto reicher ist die Fettabscheidung. Letztere findet nur in den Hyphen statt, die innerhalb des Kalkes vegetieren. Über die Entstehungsweise des Fettes und des Öls herrschen bei den Autoren sehr verschiedene Ansichten. Fünfstück meint, daß die Kohlensäure, die durch die Zersetzung der kohlensauren Salze von seiten der Flechtensäuren frei wird, den Ausgangspunkt für die Fett- und Ölbildung darstellt.

In neuester Zeit ist durch die Arbeit von Lang (21) ein weiterer Beitrag zur Anatomie der Kalkflechten geliefert worden. Verfasser beschäftigt sich mit der Frage, inwieweit die chemische Beschaffenheit des Substrates auf die gesamte Ausbildung speziell des Thallus der Krustenflechten Einfluß hat, und kommt zu dem Resultat, daß auch die von ihm untersuchten Flechten typische Sphäroidzellen und Ölhyphen besitzen, überhaupt eine reiche Fettabscheidung haben, die um so größer ist, je größer der Gehalt des Substrates an kohlensauren Salzen ist. Ferner, daß die anatomische Differenzierung des Thallus in weitgehender Weise von der chemischen Zusammensetzung des Substrates abhängig ist, und daß die Gonidienschicht um so dürftiger entwickelt ist, je ausgeprägter die endolithische Natur der Flechte ist. Die als »Deckhyphen« bezeichneten Gebilde will Verfasser als Hyphen eines fremden Pilzes aufgefaßt wissen.

Wie gesagt, waren es zunächst die Kalkflechten, deren Thallusbau man auf die anatomischen Verhältnisse untersuchte. Die leichtere Präparationsmethode ist wohl hierfür als alleiniger Grund heranzuziehen. Schwendener war es auch, der als erster sich an die äußerst interessanten Fragen betreffs der Thallusbildung bei Krustenflechten heranwagte und zu den noch heute gültigen Resultaten gelangte. Durch seine Arbeiten sind der Flechtenforschung neue Wege gewiesen und viele neue Gesichtspunkte in dieselbe hineingetragen worden, die seine Nachfolger einerseits zur Prüfung, andererseits zur gründlichen Untersuchung und Weiterforschung von nur oberflächlich berührten Fragen veranlaßten.

Anknüpfend an die oben erwähnte Arbeit von Frank hat dann Lindau (24) den Thallusbau und das Thalluswachstum von rindenbewohnenden Krustenflechten untersucht.

Ausgehend von der Lindauschen Arbeit ist dann kurz vor der Wende des vorigen Jahrhunderts eine Arbeit von Bitter (6), die zum Gegenstande das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder hat, erschienen. Bitter untersucht sowohl rindenbewohnende als auch gesteinbewohnende Krustenflechten auf ihren anatomischen Bau und ihr Thalluswachstum.

Sodann möchte ich noch kurz eine Publikation von Zahlbruckner (46)

erwähnen, in der er auf die tiefgehenden Unterschiede der Flechtenvegetation der Urgesteinsfelsen einerseits und der Kalkfelsen andererseits hinweist und erwähnt, daß jede einzelne Flechte nur das zu ihrer Lebensweise günstigste Substrat besiedelt.

Sodann gelang es BACHMANN (4), auch das Vorkommen von ölführenden Sphäroidzellen bei Kieselflechten nachzuweisen. Die untersuchten Kieselflechten besaßen nicht nur außerhalb des Gesteins ein Fettgewebe, sondern einzelne Hyphen drangen ähnlich wie bei den Kalkflechten in das Innere des Substrates ein. Der Unterschied in dem Verhalten von Kalk- und Kieselflechten kann kurz dahin zusammengefaßt werden, daß bei den Kieselflechten nur der rhizoidale Teil in das Substrat eindringt, nie aber der übrige Thallus, während bei den Kalkflechten dieses Verhältnis kein so scharf getrenntes ist. Über das Eindringen der Hyphen in das Gestein äußert sich BACHMANN dahin, daß dieser Vorgang durch Auflösen von Gesteinssubstanz durch die Hyphen erfolgt, also als ein rein chemischer zu betrachten ist.

In jüngster Zeit sind zwei Arbeiten erschienen, welche die Beziehungen zwischen dem anatomischen Aufbau des Flechtenthallus und der chemischen Zusammensetzung des Gesteins untersuchen. FRIEDRICH (12) beschäftigt sich mit der Frage, inwieweit der anatomische Bau des Flechtenthallus von der chemischen Beschaffenheit des Substrates abhängig ist. Er untersucht eine Reihe von Kiesel- und Kalkflechten auf ihre anatomischen Verhältnisse, die Entwicklung und Gestaltung ihrer Kruste und kommt zu dem Resultat, »daß die von den Lichenologen als warzig, körnig, gefeldert beschriebene Kruste kein zusammenhängendes Ganzes ist, sondern aus zahlreichen selbständigen Einzelindividuen besteht«. Ferner ist die Gonidienschicht der Silikatflechten stärker entwickelt als die der Kalkflechten. FRIEDRICH sagt, »daß an Silikatflechten weder Ölhyphen nach Sphäroidzellen auftreten«. Über diesen Punkt scheint FRIEDRICH wohl nicht die Untersuchungen von BACHMANN, die gerade das Gegenteil behaupten, einer Durchsicht unterzogen zu haben. Ein Jahr später veröffentlichte STAHLECKER (40) eine Abhandlung, in der er die Thallusbildung und den Thallusbau in Beziehung zum Substrat bei Kieselflechten untersucht. In dieser Arbeit zeigt er, daß einerseits der anatomische Bau des Thallus bei Kieselflechten durch die chemische Beschaffenheit des Substrates in hohem Maße beeinflußt wird, andererseits legt er dar, in welcher Weise die Entstehung und Bildung der Thallusareolen und die der Gesamtkruste vor sich geht. Der petrographischen Struktur und der chemischen Beschaffenheit des Substrates wendet STAHLECKER mehr Aufmerksamkeit zu, als es vor ihm geschehen ist, und sagt, daß von letzteren beiden Faktoren die Thallusentwicklung sowohl wie der Thallusbau abhängig sind. Betreffs der Entstehung des Gesamtthallus sagt STAHLECKER — der leider nur die Rhizocarpeen darauf hin geprüft hat — daß der Gesamtthallus aus einer großen Anzahl von

Einzelthalli besteht, die im Laufe ihrer Entwicklung zusammenfließen und eine einheitliche Kruste bilden. Das Verschwinden der scharfen Trennungslinien führt er auf einen Verwachsungsprozeß der Areolenränder zurück. Mit Hilfe des sog. »präkurrierenden Hyphen« wächst der Thallus und breitet sich auf dem Substrat aus. Durch Zusammenschluß der anfangs isoliert entstandenen Einzelthalli wird die Gesamtkruste gebildet.

In vorliegender Arbeit möchte ich prüfen, ob der von Stahlecker bereits für die Rhizocarpeen aufgestellte Wachstumstypus auch für andere Flechtenfamilien maßgebend ist. Ferner habe ich mir die Frage vorgelegt, welchen Zweck die »Felderung« des Thallus für die Flechten hat. Daß die Flechte mit der Areolierung des Thallus ein bestimmtes Ziel zu erreichen sucht, liegt wohl auf der Hand. Bevor ich zu meinen eigenen Untersuchungen über die Thallusbildung, das Thalluswachstum und die Thallusfelderung übergehe, sei es mir gestattet, noch mit einigen Worten auf die verschiedenen Arten vegetativer Verbreitung der Flechten einzugehen.

Die verschiedenen Arten vegetativer Verbreitung.

Neben den fruktikativen Verbreitungsmitteln der Flechten, auf die ich an dieser Stelle nicht näher eingehen möchte, und über die eine umfangreiche Literatur vorhanden ist und Aufklärung gibt, besitzen die Flechten auch die Möglichkeit, sich auf vegetative Weise fortzupflanzen und zu verbreiten. Als erstes vegetatives Verbreitungsmittel ist das »Soredium« oder »Soral« anzusehen, das wir aber nur wenig bei gesteinbewohnenden Krustenflechten ausgeprägt finden, im Gegensatz zu Blatt- und Strauchflechten, bei denen das Auftreten von Soralbildung eine ziemlich häufige Erscheinung ist.

Trotzdem ist es nicht uninteressant, auf die Geschichte und die Definitionen, die man im Laufe der Zeit dem Soredium gegeben hat, an dieser Stelle näher einzugehen. Acharius (1) ist es, der im Jahre 1810 das Wort »Soredium« für die in Frage kommenden Gebilde einführt. Er spricht ziemlich bestimmt die Ansicht aus, daß die Soredien eine zweite Art von Fortpflanzungsorganen für die Flechte darstellen, die er als analoge Gebilde mit den Brutknospen höherer Pflanzen betrachtet. Nach seinen Beobachtungen könnte sich das Flechtenkonsortium hierdurch in der Tat fortpflanzen. Sodann vergehen mehrere Dezennien, bis man sich wieder den Untersuchungen über die Entstehungsweise und die wahre Natur der Gebilde zuwendet.

In einer vom Jahre 1841 datierenden Arbeit von Koerber (17) finden sich einige Bemerkungen über die Soredien, die im allgemeinen nicht viel Neues bringen. Zehn Jahre später erwähnt Tulasne (42) die Gebilde, beschreibt dieselben genauer und ist sich vollkommen der Wichtigkeit dieser Fortpflanzungsorgane bewußt.

Erst Schwendener (34) hat die Soredien in seinen klassischen Arbeiten

über den Flechtenthallus einer näheren Untersuchung unterzogen und kommt betreffs der Natur der Soredien zu dem Ergebnis, daß »jedes Soredium, d. h. eine Alge mit umschließenden Hyphen, das Vermögen hat, sich unter günstigen Umständen zu einer neuen Pflanze zu entwickeln, und muß daher als ein Organ der ungeschlechtlichen Vermehrung betrachtet werden«.

Auch de Bary (5) erwähnt die Soredien und schließt sich in ihrer Erklärung und Auffassung der damals herrschenden an. Erst gegen Ende des vorigen Jahrhunderts fing man an, sich mit der Entstehung, Entwicklung und Bedeutung der fraglichen Gebilde eingehend zu beschäftigen. Seitdem haben wir durch die Arbeiten von Reinke (31), Lindau (23), Zukal (50), Darbishire (10), Bitter (7), Nilson (27) umfangreiche Kenntnisse der Soredien in anatomischer, morphologischer und biologischer Hinsicht gewonnen.

Da die Sorедienbildung auch bei einigen gesteinbewohnenden Krustenflechten im Hochgebirge eine mehrfach auftretende Erscheinung ist und als ein bewährtes Verbreitungsmittel wirkt, so möchte ich an dieser Stelle speziell auf einige weniger anatomische, als vielmehr biologische und physiologische Fragen betreffs der Soredien eingehen.

Reinke betrachtet die Soredien als die eigentlichen Früchte der Flechten, die sie im Laufe der Phylogenie entwickelt haben, und somit als die wichtigste Stütze der von ihm vertretenen Ansicht.

Lindau faßt die Soredien mehr als eine zweckmäßige Anpassungserscheinung auf, welche die Flechten da ausbilden, wo die Reife der Apothecien in Frage gestellt ist.

Zukal glaubt in der Soredienbildung eine Störung der Wachstumsharmonie zu sehen, die durch äußere Faktoren, als da sind geringe Lichtintensität verbunden mit großer Feuchtigkeit, hervorgerufen worden ist. Daher ist es erklärlich, daß man besonders in Felsspalten, an dunklen Wänden, an Wasserrinnen die sorediösen Formen der Flechten findet.

Darbishire, der sich in eingehender Weise mit der Entstehung und Entwicklung der Soredien bei den Pertusariaceen beschäftigt hat, hält die Soredien — für die er die von Reinke stammende neue Benennung »Soral« einführt — für metamorphosierte Apothecien. Seine anatomischen Untersuchungen sowie die große Ähnlichkeit in der Form der Gebilde veranlaßte ihn zu dem Vergleich. Reinke will unter »Soral« »scharf abgegrenzte Brutstätten von Soredien, die der Anfänger mitunter für unentwickelte Apothecien hält, verstanden wissen«. Es ist dies aber nur ein neues Wort für dieselben Gebilde und bringt uns in der Erklärung über die wahre Natur der Soredie um nichts weiter. Die von Darbishire ausgesprochene Ansicht wird dann später von Bitter in seiner Arbeit über die Morphologie und Systematik von *Parmelia*, Untergattung *Hypogymnia*, scharf angegriffen. Bitter selbst bringt aber ebenfalls keine richtige und stichhaltige

Erklärung der fraglichen Gebilde. Soweit ich die Sache bei *Variolaria* und *Pertusaria* untersucht habe, scheint mir die Auffassung von Darbishire als nicht so unwahrscheinlich. Man findet erstens eine vollkommene Übereinstimmung in der Form der Apothecien und Sorale, zweitens alle Übergänge zwischen beiden Gebilden. Daß eine wechselseitige Beziehung zwischen Apothecium und Soral vorhanden ist, glaube ich sicher. Ferner haben Darbishire und Bitter feststellen können, daß beide Organe aus gemeinsamen Anfängen entstehen. Welche Bedingungen nun erfüllt sein müssen, damit sich die eine oder die andere Fruchtform entwickelt, darüber herrscht noch Dunkelheit, wahrscheinlich hängt dies von äußeren Bedingungen ab; nur soviel steht fest, daß beide Organe einen gemeinsamen Entstehungsherd im Innern des Flechtenthallus haben.

Bekannterweise besteht ein Soredium aus einer oder mehreren grünen Zellen, die von einem Hyphenknäuel umsponnen sind. Mit dem Worte »Soredien« oder »Soral« bezeichnet man die Gesamtmasse der grünen Zellen und des sie umgebenden Hyphengeflechtes; als Konsequenz folgt, daß man daher jede einzelne grüne Zelle mit ihrer Hülle ein »Soredium« nennt. Jedes Soredium hat die Fähigkeit, unter günstigen Umständen zu einem neuen Flechtenindividuum auszuwachsen, und muß daher als ein Organ der vegetativen Vermehrung des komplexen Flechtengebildes betrachtet werden, gegenüber den Sporen, die nur der Fortpflanzung des Flechtenpilzes dienen.

Wie aus dem Angeführten hervorgeht, herrschen über die Natur und Bedeutung der Soredien sehr verschiedene Meinungen. Über den Entstehungsort der Gebilde hat man sich im allgemeinen dahin ausgesprochen, daß die Soredien unterhalb der Gonidienschicht, also in den Hyphen des Flechtenpilzes ihren Ursprung nehmen. Dies war bisher die allgemein verbreitete Ansicht, die auch von Darbishire und Bitter vertreten wird. Nilson dagegen behauptet, »daß es die Algen sind, welche die Bildung sowohl von Soredien als auch von Isidien bewirken«. In vieler Hinsicht stimmt die Nilsonsche Auffassung mit der Wirklichkeit überein und erklärt insofern die Soralbildung besser, als die Algen einer größeren Feuchtigkeit angepaßt sind als die Pilzhyphen. Solange beide Komponenten, Alge und Pilz, das Optimum der Feuchtigkeit genießen, wächst die Flechte normal, d. h. die Algen vermehren sich nicht stärker als die Hyphen. Nilson meint nun, daß, sobald die Feuchtigkeit über das genannte Optimum hinaus geht, die Alge zu regerer Assimilation und reicherer Vermehrung angeregt wird, während im allgemeinen die Pilzhyphen, die, wie er meint, nur ein gewisses Maß von Feuchtigkeit ohne Schädigung ertragen können, nicht mit der Entwicklung und Vermehrung der Algen Schritt halten können. Die Algenhaufen suchen dann die Stellen geringsten Widerstandes auf und brechen hier aus der Rinde als »Sorale« hervor.

Welche von den beiden sich diametral gegenüberstehenden Ansichten

die richtige ist, läßt sich vor der Hand nicht entscheiden, da es zur Lösung der Frage bei den gesteinbewohnenden Krustenflechten auch erst eingehender anatomischer Untersuchungen bedarf.

Für die Strauch- und Blattflechten glaube ich mich Darbishire und Bitter anschließen zu dürfen, die an Hand ihrer anatomischen Untersuchungen über die Entstehung der Sorale zu dem oben erwähnten Resultate gekommen sind. Die Erklärung für die Entstehung sorediöser und isidiöser Formen, wie sie Nilson gibt, scheint auch nicht ganz unwahrscheinlich und entbehrt nicht der Belege. Im Hochgebirge, wo ich mich auch mit der Frage nach der Entstehung der Soredien, die bei den gesteinbewohnenden Krustenflechten eine ziemlich seltene Erscheinung sind, beschäftigt habe, war es besonders auffällig, daß die sorediösen Formen nur an ganz bestimmten Lokalitäten zur Entwicklung gelangt waren. Namentlich da, wo für gleichmäßig anhaltende Feuchtigkeit und schwaches Licht gesorgt war, als da sind Felsspalten, Tunnel, feuchte Felswände und dergleichen Orte mehr. An den eben angeführten Stellen finden die Flechten die für die Soral- und Isidienbildung notwendigen Bedingungen: 1) eine genügende, fast übermäßige Feuchtigkeit, 2) eine geringe Lichtintensität.

Nach alledem scheint mir der Zustand, in dem sich die Flechte in der Soredienbildung befindet, kein ganz normaler zu sein; in dieser Hinsicht teile ich die Zukalsche Ansicht, welcher die Soredienbildung als einen krankhaften Prozeß bezeichnet. Für gewöhnlich nennt man die Flechten die Kinder des Lichtes und der Sonne, was bedeutet, daß sie sowohl eine starke Beleuchtung und Besonnung als auch eine intensive und lang andauernde Austrocknung ohne Schaden aushalten. Sobald die Flechten — speziell die Kieselflechten im Gebirge — nicht die für ihre Existenz günstigen Bedingungen finden, schreiten sie zur Soredien- und Isidienbildung, die allmählich den Tod des Flechtenindividuums zur Folge hat. Diesen Prozeß kann man bei Blattflechten bisweilen recht schön beobachten. Der Flechtenthallus wird schließlich ganz durch Soredienbildung aufgelöst, verbraucht und die Flechte verschwindet spurlos. Im Gebirge habe ich eine ähnliche Erscheinung an Steinflechten beobachten können, denen das gleiche Schicksal beschieden war. Die sorediösen Formen der Krustenflechten bilden schon an und für sich keine zusammenhängenden Krusten wie gewöhnlich, sondern der Thallus ist zerstreut warzig und staubig entwickelt; das Ganze macht einen etwas kümmerlichen, krankhaften Eindruck. Sehr häufig sieht man, daß die kleinen, meist grünlich-grauen Thalluswarzen nur in sehr lockerem Zusammenhang mit einander stehen und daß ein stärkerer Regen genügt, die nur äußerst schwach entwickelte Kruste in ihre Bestandteile aufzulösen. Die kleinen Warzen dienen entweder in toto oder aufgelöst in Soredien der vegetativen Verbreitung der Flechte.

An die Soredienbildung schließt sich eine ganz ähnliche Umgestaltung

der Thallusoberfläche an, die man »Isidienbildung« nennt. Trotz der gleichen Ursache beider Bildungen herrscht in ihrer Entstehungsweise und Ausgestaltung ein großer Unterschied. Von »Soredienbildung« spricht man, wenn die Algen mit den sie umgebenden Hyphen stark genug sind, um die Rindenschicht des Thallus zu durchbrechen, während Isidienbildung auftritt, wenn die sich im Inneren vermehrenden Algen und Hyphen nicht zum Durchbruch gelangen, sondern nur vermittelst ihres Druckes die Rinde in die Höhe heben und nach außen wölben. Die Isidien sind also vollkommen berindete Auswüchse des Thallus, während die Sorale — die Ursprungsstätten der Soredien — stets unberindet sind. Bei einigen Exemplaren im Berliner Herbar habe ich beiderlei Formen, als auch die Übergangsformen beider Bildungen auf einem Thallus gefunden. Ein Grund für die Erscheinung ist sehr schwer anzuführen. Vielleicht haben sich die Vegetationsbedingungen im Laufe des Lebens der Flechte geändert. Nilson (27) vertritt die Ansicht, daß der Alge eine größere Bedeutung für die Form und Gestaltung des Thallus zuzusprechen sei, als es bisher geschehen ist. Für gewöhnlich betrachtet man die Hyphen als das formbestimmende Element; ob das eine oder das andere der Fall ist, hängt von den äußeren Umständen ab, unter denen die Flechten wachsen. Bei den Flechtenexemplaren, die unter normalen Bedingungen wachsen und bei denen der Pilz die Überhand hat, ist der Thallus gedrungen, vollkommen entwickelt und weist eine reichliche Apothecienentwicklung auf, während bei den an feuchteren Lokalitäten sich befindenden Flechtenexemplaren Soredien und Isidien zur Entwicklung gelangen.

Wie Nilson, so bin auch ich der Meinung, daß neben der Beschaffenheit des Standortes auch die Witterungsverhältnisse für die jeweilige Entwicklung der Flechte verantwortlich zu machen sind. Da diese sich stets ändern, hat einmal der Pilz, das andere Mal die Alge die Überhand.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Bildung von Soredien, Isidien und ähnlichen Sprossungen eine rein biologische Erscheinung ist, die mehr oder weniger von äußeren, zufälligen Faktoren abhängt. Beide Bildungen, die Soredien sowohl als die Isidien sind die Folgeerscheinungen gleicher, äußerer Ursachen.

Welche Vorteile haben nun diese Bildungen für die Flechte? Vom physiologischen Standpunkte aus betrachtet, vergrößert die Flechte durch die Entwicklung von Isidien und den leprösen Bildungen ihre Oberfläche; damit ist eine regere Assimilation verbunden. Man ist geneigt, Flechtenarten, die nach einer Vergrößerung ihrer Assimilationsfläche streben, als ziemlich hoch entwickelte Formen zu betrachten, deshalb Arten wie *Pertusaria coronata*, *coccodes*, *oculeata* und *corallina* auf ziemlich fortgeschrittener Stufe stehen. Der Hauptvorteil aber, den die Flechte durch die Soredien- und Isidienbildung erreicht, ist der, daß diese Gebilde der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dienen. Bei einigen Blatt- und Strauch-

flechten erfolgt die Vermehrung der Flechte einzig und allein durch Soredien; andere Flechten verbreiten sich sowohl durch Soredien als auch durch Sporen.

Die Soredien, die sehr locker auf der Soralscheibe lagern, können durch verschiedenartige Agentien verbreitet werden. Die staubartige Beschaffenheit der Soredien ermöglicht sehr leicht eine Verbreitung der Flechte durch Wind und Regen; aber auch Tiere wirken als Verbreitungsagens. Schon Darbishire hat beobachtet, wie Ameisen und Fliegen über die Soralscheibe hinweg kriechend sich völlig mit Soredien beluden und dieselben an einer anderen Stelle niederlegten.

Sobald die Soredien und Isidien an einen für ihre Entwicklung günstigen Ort gelangen, bilden sie sich, da sie aus Alge und anhaftenden Hyphen bestehen, allmählich zu neuen Flechtenindividuen aus; kommen sie dagegen in weniger günstige Lebensbedingungen, so entstehen aus den Soredien lepröse Gebilde, oder bei allzu großer Feuchtigkeit findet eine Befreiung der Alge durch Absterben der Pilzhyphen statt. Schwendener konstatierte ebenfalls, »daß für die Entwicklung der Soredien bis zum Thallus ein gewisser Grad von Feuchtigkeit nicht überstiegen werden darf.«

Gerade durch die Zusammensetzung der Soredien aus Alge und Pilz, stellen sie ein sehr wirksames und kaum versagendes Verbreitungsmittel der Flechten dar.

An den isidiösen Formen konnte man die Beobachtung machen, daß die Köpfe der Auswüchse sehr leicht abbrachen, und daß diese gleich den Soredien als ein Verbreitungs- und Vermehrungsmittel der Flechte anzusehen sind. Besonders trat die Erscheinung bei einem Exemplar von *Lecanora sordida* f. *corallina* stark hervor.

Nur bei wenigen Flechten kommen die ebenfalls der Vermehrung des Flechtenkonsortiums dienenden Hymenialgonidien vor. Bei den mit Hymenialgonidien versehenen Flechten erfolgt die Entstehung des Thallus aus Flechtensporen mit daran befindlichen Gonidien.

Das Vorkommen von Gonidien im Inneren der Sporenfrüchte mancher Flechten wurde zuerst von Nylander (28) in seiner Synopsis erwähnt. Die Hymenialgonidien unterscheiden sich von den gewöhnlichen Thallusgonidien durch ihre viel geringere Größe, durch ihre meistens lang gestreckte Gestalt, besonders aber durch den Ort ihres Vorkommens im Hymenium. Nach dem Ort ihres Vorkommens nannte Nylander die Gebilde »Gonidies hymeniales« (= Hymenialgonidien), unter welchem Namen sie auch in den neueren systematischen Werken erwähnt sind. Zuerst war es Fuisting (14), der die Entstehungsweise und Entwicklung der Hymenialgonidien untersuchte. Er wies nach, daß bei *Stigmatomma cataleptum* die Hymenialgonidien aus den Thallusgonidien hervorgehen.

Winter (45), der ebenfalls auf die Hymenialgonidienfrage bei seiner Arbeit über die Gattung *Sphaeromphale* und Verwandte eingeht, schließt

sich in seinem Urteil über die Entstehung der Hymenialgonidien an Fuisting an. »Sie entstehen durch einen sehr regen Teilungsprozeß der Thallusgonidien und zeigen in ihrer Form und Teilungsweise keine Unterschiede von den Thallusgonidien; sie sind jedoch blasser grün gefärbt als jene und weit kleiner.« Die normalen Hymenialgonidien finden sich nur bei einigen pyrenocarpen, mit großen, gekammerten Sporen versehenen Flechten. Außerdem kommen noch gonimische Einschlüsse bisweilen in Flechtenfrüchten vor, die aber als fremde, von außen her gekommene Eindringlinge zu betrachten sind.

Wenn auch durch die Untersuchungen von Fuisting und Winter die Abstammung der Hymenialgonidien von den Thallusgonidien als erwiesen zu betrachten ist, so war man sich über den auffallenden Unterschied in der Größe beider Gonidienformen noch nicht klar geworden. Ferner herrschen über ihre Bedeutung und Funktion im Haushalte der Flechten nur Vermutungen. Fuisting schreibt die außerordentliche Kleinheit der Hymenialgonidien den abnormen Umständen zu, unter denen diese Gebilde im Inneren des Peritheciums leben; nach Fuisting verschwinden die Hymenialgonidien später gänzlich aus dem Inneren der Sporenfrucht. Stahl (29) dagegen behauptet, daß bei *Endocarpon pusillum* die Hymenialgonidien niemals aus dem Perithecium verschwanden; nach ihm sind Hymenialgonidien in der Sporenfrucht so lange zu finden, als Sporen und entwicklungsfähige Asci vorhanden sind. Was die Entstehungsweise der Hymenialgonidien betrifft, komml Stahl bei seinen Untersuchungen an *Endocarpon pusillum* und *Polyblastia rugulosa* zu demselben Schluß, wie Fuisting und Winter. Er hält sie für Abkömmlinge der Thallusgonidien.

Die Ausstreuung der Sporen und Hymenialgonidien geschieht in der für die Flechten bekannten Weise. Die reifen Asci platzen am Scheitel auf, und die Sporen werden aus den Schläuchen mit großer Kraft ejakuliert. Die auf diese Weise freigewordenen Sporen keimen bei genügender Feuchtigkeit sofort und ihre Keimschläuche legen sich an die zugleich mit ausgetretenen, blaßgrünen Hymenialgonidien, die nach einiger Zeit heranwachsen und die normale, grüne Farbe der Algenzellen wieder annehmen. Jede ausgeschleuderte Spore ist mit einer ungefähr gleichen Zahl von Hymenialgonidien versehen. Nach einiger Zeit konnte Stahl auf geeigneter Unterlage die Entstehung eines Thallus beobachten, der schon eine gewisse Differenzierung zeigte. Vier bis sechs Wochen nach der Aussaat zeigten sich die ersten Spermogonien und bald darauf traten die ersten Perithecienanlagen auf, bis zu deren völliger Entwicklung jedoch noch eine geraume Zeit verstrich. Nach vier bis fünf Monaten waren die ersten reifen Sporen in den Perithecien vorhanden. Dieser Kulturversuch mag auch zugleich als Beweis gegen die allgemein verbreitete Ansicht dienen, daß manche Flechten zu ihrer Entwicklung von Spore bis wieder zur Spore keineswegs so lange Zeit beanspruchen, als man es anzunehmen gewohnt ist. Da die

Hymenialgonidien ein so vorteilhaftes Verbreitungsmittel für die Flechten sind, muß man fragen, warum diese Erscheinung bei den Flechten so selten auftritt. Zukal ist der Meinung, daß die Ausstreuung der Hymenialgonidien einen hochentwickelten Spritzmechanismus voraussetzt; letzterer ist eigentlich nur bei den angiokarpen Ascusbehältern vorhanden. Die meisten Flechten besitzen aber gymnokarpe Ascusbehälter, die diesen Spritzmechanismus entbehren; daher würde die Entwicklung der Hymenialgonidien bei dieser Gruppe zwecklos sein. Aber selbst bei den Flechten mit angiokarpen Ascusbehältern sind die Hymenialgonidien eine seltene Erscheinung. Dies, meint Zukal, finde seinen Grund darin, daß nur selten die Hymenialgonidien innerhalb der Ascusfrucht ihre zum Leben nötigen Bedingungen fänden. Einige Autoren sind der Meinung, daß die Hymenialgonidien phylogenetisch betrachtet verhältnismäßig jung sind und sich erst haben entwickeln können, als sich bereits die Flechten in einem gewissen Stadium der Entwicklung befanden.

Ein weiteres ziemlich verbreitetes Propagationsmittel der Flechten ist das durch Thallusfragmente. Ich möchte nur an Flechten wie Cladonien, Cetrarien und Stereacaulon-Arten erinnern, die in trockenem Zustande äußerst fragil sind und dabei in ausgedehnten Beständen wachsen. Auf dem Kamm des Riesengebirges, wo *Cladonien*-Arten und *Cetraria islandica* in großen Massen wachsen, konnte ich häufig die Beobachtung machen, daß die weidenden Tiere die Flechtenrasen zertraten und zerbröckelten. Die so entstandenen Thallusfragmente, die noch lebend sind, werden vom Winde über weite Strecken getragen und können an anderen Stellen bei genügender Feuchtigkeit zu neuen Individuen auswachsen. So können gewisse Eingriffe von außen her als Verbreitungsagens für viele Flechten angesehen werden. Einen ähnlichen Fall finden wir bei *Ramalina reticulata*, deren Verbreitungsmodus von Pierce (29) eingehend studiert worden ist. Der Thallus von *Ramalina reticulata* ist außerordentlich quellbar und nimmt bei Regenwetter ansehnliche Wassermengen auf. In diesem Zustande wird das Lager durch den Wind leicht zerrissen. Nun werden die einzelnen Lagerfetzen durch den Wind auf benachbarte Bäume getragen, wo sie kleben bleiben und zu neuen Flechtenindividuen auswachsen. Diese Fortpflanzungsart ist bei *Ramalina reticulata* die häufigste.

Pierce führt die Entstehung der Löcher bei *Ramalina* auf Spannungen im Thallus zurück, die durch die verschieden starke Quellbarkeit der Lagerschichten hervorgerufen werden.

Einen ähnlichen Fall hat v. Schrenk (32) bei *Usnea barbata* gefunden und führt an, daß hier in erster Linie der Wind für die Fortpflanzung und Verbreitung der Flechte sorgt. Der Thallus von *Usnea* quillt bei Regen sehr stark und die Lagerfäden sind aufgeweicht zerbrechlicher als in trockenem Zustande. Der Wind zerreißt dann leicht die Fäden der *Usnea* und führt die kleinen Stücke des Thallus fort. Die abgerissenen

Lagerstücke haften sehr leicht an der Rinde von Bäumen und geben einem neuen Individuum den Ursprung. v. Schrenk hat ferner beobachtet, daß auch die Vögel als Verbreiter der Flechte anzusehen sind, indem sie die *Usnea* gern zum Bau ihrer Nester benutzen. Bei *Lecanora esculenta*, der Mannaflechte, geschieht die Verbreitung ebenfalls durch den Wind, welcher die Flechten in Form einer Kugel über den Sand der Wüste rollt.

Dem gegenüber steht eine ebenfalls vegetative Verbreitung der Flechten durch Thallusteile, die aber nicht auf ein zufälliges Zerbröckeln des Thallus, wie ich es soeben bei *Cetraria*, *Ramalina* und *Usnea* geschildert habe, sondern auf eine zweckmäßige Areolierung des Flechtenthallus, veranlaßt durch innere Wachstumsvorgänge, beruht.

Spezielle Untersuchungen.

1. Placodium saxicolum (Poll.) Kbr.

Placodium saxicolum gehört in die Gruppe der *Placodineae*, einer Untergruppe der *Lecanoraceae*, die den Übergang von den Phylloblasten zu den Kryoblasten vermitteln. Die Flechte ist wie alle in diese Gruppe gehörigen nur oberseits berindet; auf der unteren Seite fehlt die Rindenschicht, wenigstens in dem strengen Sinne; es ist hier nur eine braune Schicht von Hyphen vorhanden, die etwas enger mit einander verflochten sind; die Flechte liegt damit dem Substrat auf. Wegen dieser Rindenschicht trennt Schwendener die obige Flechte von den typischen Krustenflechten und stellt sie den Laubflechten näher. Nur aus biologischen Rücksichten behalte ich die Klassifikation der Flechten in Strauch-, Laub- und Krustenflechten bei; im übrigen schließe ich mich der Einteilung an, wie sie Zahlbruckner in seiner Bearbeitung für die natürlichen Pflanzenfamilien aufgestellt hat. Die Gruppe der *Placodineae* nimmt eine intermediäre Stellung zwischen den Phylloblasten und den Kryoblasten ein und zwar in zweifacher Hinsicht. Nicht nur betreffs der Berindung, sondern auch wegen der Thallusgliederung. Die Mitte des Thallus aller zu dieser Gruppe zählenden Flechten ist krustenförmig, während der Rand aus blattartigen, strahlenförmig verlaufenden Lappen gebildet wird.

Ein Querschnitt, der durch einen isoliert wachsenden Randlappen geführt ist, läßt 3 resp. 4 Schichten erkennen. Zuerst die Rindenschicht, die aus dicht verflochtenen, ein Paraplektenchym bildenden Hyphen, besteht. Trotz der engen Verflechtung der Hyphen gibt uns die schöne reihenweise Anordnung der Zellen ein Mittel an die Hand, den Verlauf und die vornehmlich eingeschlagene Richtung der Hyphen zu erkennen. Die Hyphen der Rinde verlaufen meist senkrecht zur Oberfläche, während die des Markes parallel zu derselben ihren Verlauf nehmen.

Bei den meisten Krustenflechten sowie bei einigen höheren Flechten stirbt die Rinde von außen nach innen ab, wird aber in demselben Maße

von den unteren lebensfähigen Thallusschichten ergänzt, so daß die wirklich lebende Rinde fast stets die gleiche Dicke behält. Eigentümlicherweise wird die absterbende Rinde durch einen Degenerationsprozeß in eine homogene Masse verwandelt. Nun können zwei Möglichkeiten eintreten, entweder bleibt diese abgestorbene, hyalin gewordene Schicht als eine Haut über dem ganzen Thallus erhalten, oder sie hebt sich schollenweise — welch letzteres der häufigere Fall ist — ab. Diese cuticulaähnliche Schicht hat wahrscheinlich den Zweck, als ein weiteres Schutzmittel für die Flechte zu dienen, indem sie die Funktion der inneren lebenden Rinde verstärkt und die Gonidienschicht vor allzu großer Besonnung und Austrocknung schützt. Diese Pseudo-Cuticula und die innere lebende Rinde zeigen häufig deutliche Reste von abgestorbenen Gonidien, die aber hier nicht in Gruppen angeordnet liegen, wie in der Gonidienzone, sondern vereinzelt zwischen den Hyphen. Man kann die Membranen dieser abgestorbenen Algenzellen mit Chlorzinkjod deutlich machen; sie nehmen nach Anwendung dieses Reaengs eine violette Färbung an. Diese abgestorbenen, in der äußeren, sowie in der inneren Rinde liegenden Gonidien liefern einerseits den Beweis, daß die Rinde fortwährend von oben nach unten abstirbt, andererseits tun sie dar, daß ein intensives interkalares Wachstum der Hyphen stattfindet, durch welches die Gonidien auseinander gerückt und mit in die Höhe genommen werden. Dieser Prozeß des Absterbens der oberen Rindenschicht hat eine ununterbrochene Regeneration der Rinde selbst und der Gonidienschicht zur Folge. Die abgestorbenen Algenhüllen liegen um so weiter von einander gelagert, je näher dieselben der Oberfläche liegen.

Eine Erklärung für diese Erscheinung sehe ich in der starken Verästelung der Rindenfasern. Die Verluste, welche die Gonidienschicht durch das Absterben der oberen grünen Zellen erleidet, werden durch stärkere Vermehrung der Gonidien in tieferen Schichten der Algenzone wieder ergänzt. Die Gonidienzone selbst besteht aus Gruppen von freudig-grünen Zellen, die gewöhnlich durch Stränge parallel verlaufender Hyphen getrennt sind; diese verbinden die Markschicht mit der Rindenschicht und verlaufen wie die Rindenfasern senkrecht zur Oberfläche. Eine scharf beschriebene untere Grenze der Gonidienschicht läßt sich nicht feststellen; die Gonidiengruppen lockern sich nach dem Marke, in dem man häufig ebenfalls noch einige vereinzelt liegende Algen findet. Die Markschicht besteht aus sehr locker verflochtenen Hyphen, deren Verlauf als ein radialer zu bezeichnen ist. Die Dicke der Markschicht ist sehr variabel, je nachdem, wie der Schnitt durch den Thallus geführt wird. An Schnitten, die durch normal entwickelte Randlappen gelegt wurden, besaß die Markzone die Stärke von Rinden- und Gonidienzone zusammen, während dieselbe an anderen Schnitten die beiden Schichten an Dicke weit übertraf oder hinter ihnen zurückstand. Die untere Rinde besteht aus Hyphen, die nächst der Oberfläche des Substrates verlaufen, eng verflochten sind, und eine Art von Prosoplektenchym

mit längs verlaufenden Zellreihen bildete. Diese Zellschicht begrenzt als ein brauner Streifen die Markschicht nach unten. Von dieser unteren braunen Rinde gehen ebenfalls braun gefärbte Hyphenbündel aus, die zur Befestigung der Flechte auf dem Substrat dienen, die sog. »Rhizoiden«.

Diesen eben geschilderten typischen Bau des Thallus besitzen nur einzelne isoliert wachsende Lappen des Randes, die in ihrem Wachstum in keinerlei Weise gestört werden, während der mittlere Teil des Thallus krustig-schollig aufgelöst ist.

Die Flechte ist in ihrer äußeren Gestalt und Bildung der Lappen sehr variabel; bald bildet sie kleine kreisrunde, dem Substrat fest angeschmiegte Rosetten, bald handgroße, dickkrustige Polster. Die erstere Form findet sich meistens in der Ebene und in der Hügelregion ausgebildet, während die letztere hauptsächlich auf das Hochgebirge beschränkt ist. Bei den Exemplaren, die ich gelegentlich von Bernburg durch die Freundlichkeit des Herrn Zschacke geschickt erhielt und ferner an einer alten Gewächshausmauer im alten Botanischen Garten gesehen habe, stellt der Thallus eine Rosette dar, bei der die Randlappen neben einander ohne jegliche seitliche Berührung und regelmäßig strahlig gelagert sind, während die Mitte des Thallus den Habitus einer typischen Krustenflechte hat. Während also die Exemplare der tieferen Lagen ein angedrücktes, fest angeheftetes Lager besitzen, gewähren die Proben, welche ich in den Alpen gesammelt habe, meistens diesen Habitus nicht, sondern die Lappen sind viel dichter, öfters mehrere über einander gelagert, hirnartig verschlungen und knorpelig entwickelt. In einiger Entfernung vom Rande befinden sich die ersten Apothecien, die nach dem Innern an Zahl und Größe zunehmen und fast keinen Thallus mehr zwischen sich erkennen lassen. Die Flechte ist eine typische Bewohnerin von Granit und anderen kieselhaltigen Gesteinen und gerade die Hochgebirgsexemplare, die ich an sehr exponierten Stellen gesammelt habe, zeigen diese hirnartige, knorpelige Gestaltung der Randpartien äußerst schön. Führt man einen Schnitt senkrecht zu der Wachstumsrichtung der Lappen, so sieht man, daß mehrere Lappen ganz oder zum Teil über einander gelagert sind und sich decken. Bisweilen verschmelzen und verwachsen die über einander liegenden Thalluslappen so eng mit einander, daß nur noch eine braune Linie die Grenze der verwachsenen Lappen zeigt. Durch diese Verwachsungen zweier Thalluslappen mit den ungleichen Seiten, d. h. die Unterseite mit der oberen Seite des darunter liegenden Lappens, entstehen naturgemäß bei weiterem Wachstum Spannungen, die sich auszugleichen suchen. Dies geschieht in der Weise, daß sich die verwachsenen Teile entweder in die Höhe zu heben oder sich spiralförmig zu drehen suchen. Gerade bei unserer Flechte können wir den bei der ganzen Gruppe auftretenden Modus des Thalluswachstums und der Thallusbildung sehr gut studieren. Bei den Lichenologen wird diese Thallusform als rugoso-verrucosus bezeichnet.

An der äußersten Peripherie der Thalluslappen, wo das Gewebe am jüngsten ist und sich in stetem Wachstum befindet, sind die Lappen gewöhnlich frei, d. h. nicht mit der Unterlage oder mit anderen Lappen verbunden; erst später werden dieselben durch zahlreiche Haftfasern an das Substrat befestigt oder auch mit in der Nähe wachsenden Thalluslappen verbunden. Auf vielen Querschnitten zeigte sich, daß beim Überwachsen die oberen Lappen sich genau dem unteren anschmiegen, wie es der untere Thalluslappen zuerst mit der Unterlage getan hat. Durch Wiederholung dieses Prozesses entstehen im Laufe der Zeit ziemlich dicke Polster. Warum nun gerade die Exemplare aus dem Hochgebirge diese Wachstumserscheinung zeigen, dafür glaube ich die günstigen Lebensbedingungen, unter denen dieselben dort wachsen, verantwortlich machen zu müssen. In der Ebene finden sie wohl ihr Fortkommen, aber eine so üppige Vegetation wie im Hochgebirge erreichen sie nur selten.

Wie ich schon eingangs erwähnte, spielt das interkalare Wachstum, welches bekanntlich weit geringer ist als das Marginalwachstum, eine Rolle

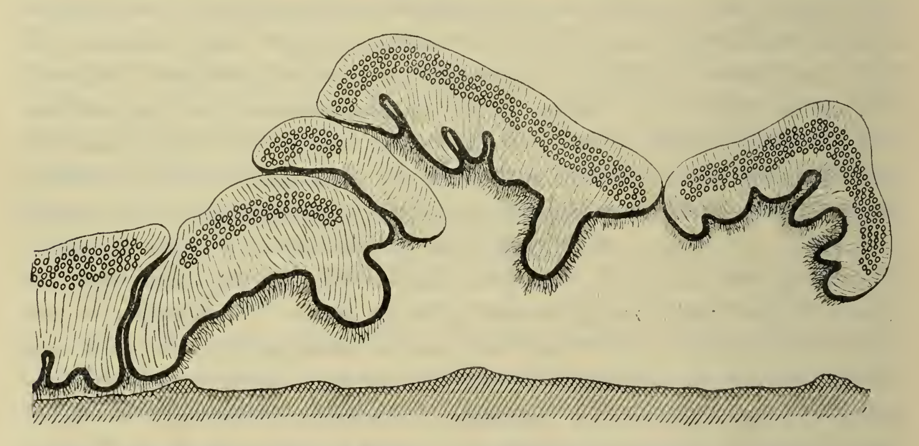


Fig. 1. Querschnitt durch den Thallus von *Placodium saxicolum* (Poll.) Kbr., die Überwucherungen der Thalluslappen darstellend.

bei diesen eigenartigen Gestaltungen des Thallus. Durch die Haftfasern ist der Thallus in engster Beziehung mit dem Gestein verbunden und nicht mehr imstande, seine einmal angenommene Fixierung zu ändern. Der zwischen zwei Haftfasern gelegene Teil der Thalluslappen krümmt sich infolge des nachträglich eintretenden Wachstums nach oben, springt gewölbeartig vor und gestaltet auf diese Weise den Thallus zu einem unregelmäßig höckerförmigen Gebilde. Nachdem wir nun die Entstehungsweise dieses hirnartig-gewundenen, knorpeligen Thallus betrachtet haben, läge die Frage, wozu der Thallus diese Figuration annimmt, nicht fern. Einerseits glaube ich in der teilweisen Überwachsung der Thalluslappen eine möglichst große Ausnutzung einer kleineren Fläche und damit verbunden eine er-

giebigere Assimilationstätigkeit der Lappen zu sehen. Beigefügtes Bild, welches einen solchen Querschnitt darstellt, möge dies einigermaßen veranschaulichen (Fig. 1). Durch den gegenseitigen Druck halten sich die Lappen und können diese Gewölbebogen aufbauen. Der Raum unter der Wölbung ist meistens hohl oder nur mit wenigen Gesteinpartikeln, die sehr mürbe und weich sind, ausgefüllt. Andererseits sehe ich in dieser Lagerung der Thalluslappen eine weitere biologische Anpassung, welche der vegetativen Vermehrung der Flechte dient und welche die fehlende Soralbildung zu ersetzen bestimmt ist. Da solche Stellen nur noch in sehr lockerem Zusammenhange mit dem Substrat stehen, sind sie der Gefahr der Zerstörung in hohem Maße ausgesetzt. In erster Linie sind es die Atmosphärilien, die zerstörend auf eine solche Kruste wirken. Der Regen läßt die Kruste aufquellen und vergrößert so die schon herrschende Spannung. Die Sonne führt das Gegenteil herbei und durch diese abwechselnde Wirkung wird allmählich das Gefüge der Wölbung sehr stark gelockert. Ein heftiger Windstoß genügt dann, um diese Teile des Thallus herauszureißen und fortzutragen. Bisweilen zerbröckelt auch der ganze Thallus in zahlreiche Stücke, die dann dem Spiele des Windes anheimfallen. Diese losen Thallusstücke, die, an günstige Lokalitäten gelangt, zu neuen Thallusindividuen auswachsen, tragen in nicht geringem Maße zur Vermehrung und Erhaltung der Flechte bei. Aber es sind nicht allein nur vegetative Thallusteile, die aus dem Mutterthallus herausbrechen, sehr häufig oder meistens sind es mit Apothecien besetzte Thalluspartien. Meistens findet man die Mitte des Mutterthallus ausgebrochen, weil hier die Flechte nicht mehr in so inniger und fester Beziehung zum Substrat steht, das durch die jahrelange Tätigkeit der Flechte zersetzt ist. Indessen sind auch die Apothecien als ein treibender Faktor bei diesem Vorgange anzusehen, wie sich aus dem folgenden ergibt.

In der Jugend sind die Apothecien klein, stehen zerstreut auf dem Thallus und haben einen eingebogenen Lagerrand. Aber bald findet durch innere Wachstumsvorgänge eine gegenseitige Berührung statt und allmählich verdecken die heranwachsenden Scheiben den eigentlichen Thallus. Besonders an Exemplaren aus dem Hochgebirge war die Mitte des Thallus vollkommen mit gelbbraunen Apothecien besetzt, während an unseren Tieflandexemplaren dieser Charakter sich weniger stark ausgeprägt fand. Wahrscheinlich ist es die reichliche Besonnung und exponierte Lage, welche die Flechte im Hochgebirge zu dieser reichlichen Produktion an Früchten anregt. Durch den gegenseitigen Druck erleidet der Rand der Apothecien häufige Deformationen, Einkerbungen usw. Sobald nun ein Regen oder Nebel dieselben benetzt, quellen die Paraphysen und Schläuche stark auf, wodurch die schon vorhandene Spannungsdifferenz bedeutend vergrößert wird. Um dieselbe auszugleichen, wölben sich die Apothecienscheiben stark konvex und heben sich mit den darunter befindlichen Thalluspartien in

die Höhe, wodurch wiederum eine Lockerung des Thallusgefüges eintritt. Es entstehen dann auch hier Hohlräume unter den emporgequollenen Thalluspartien, die der Zerstörung durch äußere Agentien nur wenig Widerstand zu leisten vermögen.

Um uns ein Bild von der Volumenvergrößerung der Apothecien bei *Placodium saxicolum* zu machen, habe ich beifolgende Tabelle aufgestellt.

Apothecien-Messungen bei Placodium saxicolum Kbr.

trocken	feucht	Zuwachs in mm	Zuwachs in %
breit 2 1/2 mm lang 2 »	breit 2 3/4 mm lang 2 1/4 »	1/4 mm 1/4 »	10 % 12 %
breit 2 1/2 » lang 2 »	breit 2 3/4 » lang 2 1/4 »	1/4 » 1/4 »	10 % 12 %
breit 2 1/4 » lang 2 3/4 »	breit 2 1/2 » lang 3 »	1/4 » 1/4 »	11 % 10 %
breit 2 3/4 » lang 2 1/4 »	breit 3 » lang 2 1/2 »	1/4 » 1/4 »	10 % 11 %
breit 3 » lang 2 1/2 »	breit 3 1/2 » lang 2 3/4 »	1/2 » 1/4 »	16 % 10 %
breit 3 1/4 » lang 3 1/4 »	breit 3 1/2 » lang 3 1/2 »	1/4 » 1/4 »	8 % 8 %
breit 3 1/2 » lang 2 3/4 »	breit 4 » lang 3 »	1/2 » 1/4 »	14 % 10 %
breit 2 1/4 » lang 2 1/2 »	breit 2 1/2 » lang 2 1/4 »	1/4 » 1/4 »	11 % 10 %
breit 2 1/2 » lang 2 »	breit 2 3/4 » lang 2 1/4 »	1/4 » 1/4 »	10 % 12 %
breit 3 1/2 » lang 2 1/2 »	breit 4 » lang 2 3/4 »	1/2 » 1/4 »	14 % 10 %
breit 1 3/4 » lang 2 »	breit 2 » lang 2 1/4 »	1/4 » 1/4 »	14 % 12 %
breit 3 » lang 2 1/2 »	breit 3 1/4 » lang 2 3/4 »	1/4 » 1/4 »	8 % 10 %

Sie soll dazu dienen, uns zu zeigen, um wieviel Prozent seiner Länge und Breite ein Apothecium sich beim Anfeuchten ausdehnt. Einmal habe ich die Apothecien in trockenem, das andere Mal in angefeuchtetem Zustande gemessen, nachdem natürlich der Wassertropfen eine Zeit lang auf dem Apothecium gestanden hatte und eine weitere Ausdehnung ausgeschlossen war. Aus der Tabelle ist ersichtlich, daß die Ausdehnung der

Apothecien keine geringe ist und mithin auch die durch die Quellung entstandene Spannung eine nennenswerte Höhe erreicht. Im Durchschnitt ist die Volumenzunahme der Apothecien 10 % bei unserer Flechte.

Die Apothecien selbst besitzen in ihrer Jugend eine flache, später gewölbte, gelbbraune Scheibe und einen dünnen, wellig-gezähnten Rand. Die Früchte sind 1—3 mm groß und dauernd vom Lager berandet. Die Schlauchschicht besteht aus meist zusammenhängenden Paraphysen und 8-sporigen, keuligen Asci. Ihr dicker, krumiger, ungefärbter Schlauchboden ruht auf der Gonidienschicht. Die Sporen sind eiförmig, ellipsoidisch, 5—7 μ dick, 9—12 μ lang. Die Pyknoconidien sind haarförmig, gebogen, an einfachen Sterigmen sitzend.

Im Anschluß hieran möchte ich noch einige Worte über die Definition und Auffassung des Begriffes »Thallus« bei *Placodium* einfügen. Die Definition von »Thallus« und »Flechtenindividuum« ist nicht bei allen Flechten die gleiche, sondern bedarf Fall für Fall der Untersuchung und Klarlegung. Bei *Placodium saxicolum* sowie bei allen zu dieser Gruppe zählenden Flechten, die alle einen gemeinsamen Wachstumsmodus haben, versteht man unter dem »Thallus« ein Gebilde, welches in seinem Zentrum krustig aufgelöst ist und welches an seiner Peripherie von zentrifugal wachsenden Lappen umgeben wird. Der Begriff »Thallus« deckt sich in diesem Falle mit dem Begriff »Individuum« vollständig. Ein Thallus von *Placodium* stellt also ein einheitliches Individuum dar, welches in seiner Mitte krustig-schollig ist und am Rande in mehr oder weniger gabelförmig geteilte Lappen ausstrahlt.

Besonders an einigen Hochgebirgsexemplaren konnte ich die Beobachtung machen, daß an ausgebrochenen Stellen, die meistens in den zentralen Teilen des Thallus lagen, neue Thalluslappen hervorsproßten und in den frei gewordenen Raum hineinwuchsen. Dies zeigt also, daß selbst ältere, bereits nicht mehr wachstumsfähige Partien doch durch äußere Eingriffe wieder zu neuem Wachstum angeregt werden können.

Wie aus meinen kurzen Darlegungen hervorgeht, stehen der Flechte mehrere Möglichkeiten zu ihrer Vermehrung und Verbreitung zu Gebote. In erster Linie sind es die Sporen, durch welche sich die Flechte vermehren und verbreiten kann. Neben diese fruktifikative Vermehrungsweise tritt die vegetative durch Thallusfragmente, welche, da sie den fertigen Thallus darstellt, am einfachsten und sichersten die Vermehrung und Ausbreitung der Flechte Gewähr leisten, denn diese losen Thallusstücke brauchen nur an eine für sie günstige und ihre Existenzbedingungen erfüllende Lokalität zu gelangen, um zu einem neuen Flechtenindividuum auszuwachsen. Die Entstehung der Flechte aus einer Spore ist dagegen sehr vielen Zufälligkeiten ausgesetzt, obwohl die Gonidien sich überall finden.

Soredien habe ich bei *Placodium* nie beobachten können.

2. **Gasparrinia murorum** (Hoffm.) Tournab.

Das von mir untersuchte Material habe ich auf Felsmauern und Dächern in Ilanz im vorigen Sommer gesammelt, wo die Flechte in sehr schönen, typischen Exemplaren wächst und durch ihre intensive gelbrötliche Farbe jedem sofort in die Augen fällt. Sie ist eine der gewöhnlichsten Steinflechten in der Ebene, der Hügel- und Hochgebirgsregion und gehört in die Placodineen-Gruppe. Ihre Zugehörigkeit ergibt sich daraus, weil das Zentrum des Thallus krustig, der Rand lappig effiguriert ist und die Lappen meistens noch eine beiderseitige Berindung zeigen.

Die Farbe der Flechte variiert zwischen einem zitronengelben bis ziegelroten Ton. Das Lager ist mit der ganzen Unterseite fest dem Substrat angeheftet und zeigt ein ausgesprochenes zentrifugales Wachstum. Die Mitte des Thallus ist krustig-warzig, während der Rand blattartig gestaltet ist. Die Lappen sind von ansehnlicher Dicke, am Rande gekerbt, gewölbt und verlaufen strahlig nach außen (Fig. 2).

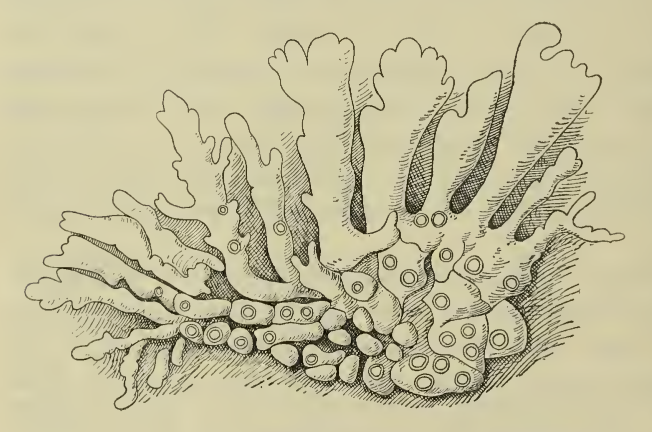


Fig. 2. Randpartie einer Thallusrosette von *Gasparrinia murorum* (Hoffm.) Tournab.

Die anatomischen Verhältnisse liegen bei dieser Flechte folgendermaßen. Bei den Randlappen war eine beiderseitige Berindung vorhanden, während bei den Thallusareolen in der Mitte sich eine untere Rinde nur teilweise feststellen ließ. Die obere Rindenschicht besteht aus dicht verflochtenen Hyphen, an die sich nach unten die Gonidienzone anschließt. Die Gonidien sind freudig-grün, ansehnlich und bilden eine geschlossene Zone; überhaupt fand ich die Gonidienschicht bei *Gasparrinia* sehr stark entwickelt; sie nahm auf mehreren Querschnitten ungefähr die Hälfte der ganzen Thallusdicke ein. Die Markschicht besteht aus sehr locker verflochtenen Hyphen, die langzellig sind und einen fast radialen Verlauf zeigen. Nach unten schließt sich die untere Rinde an, welche an den Lappen ziemlich stark entwickelt ist und ein unregelmäßiges paraplectenchymartiges Gewebe darstellt. Die Apothecien sind anfangs schüsselförmig, später scheibenförmig, rotgelb gefärbt, sitzen dem Lager zerstreut auf und werden von einem gut entwickelten, bleibenden Lagergehäuse umschlossen. Namentlich gegen die Mitte des

Thallus nehmen sie an Zahl und Größe zu. Ihre Größe variiert zwischen 0,5—1 mm.

Die Schlauchschicht besteht aus oben verdickten Paraphysen und schmalkeuligen, 8-sporigen Asci, der Schlauchboden ist farblos und ruht auf der Gonidienschicht. Die Sporen sind zweiteilig, ellipsoidisch und wasserhell. Die Pykniden finden sich auf den gleichgefärbten Thalluswarzen und schnüren von gegliederten Sterigmen kleine, walzenförmige Pyknoconidien ab.

Die Areolenbildung geht bei dieser Flechte so vor sich, daß an der Basis der strahlig wachsenden Lappen Risse vom Rande her auftreten, welche die Lappen in größere oder kleinere Thallusstücke zerlegen. Eine bestimmte Richtung, in welcher die Risse den Thallus durchziehen, war leider nicht festzustellen. Man sollte annehmen, daß das Einreißen auch bei dieser Flechte senkrecht zur Wachstumsrichtung der Lappen erfolgt.

Die Randlappen wachsen streng zentrifugal, meist isoliert neben einander, ohne sich zu berühren. Sobald dieselben mit einander in Berührung kommen, tritt eine starke Wölbung der Lappen auf, durch die sie das Übereinanderwachsen zu vermeiden scheinen. Die Gestalt der Randlappen ist äußerst verschieden. Meistens zeigen sie dichotome Verzweigung, bisweilen haben sie eine schmale, stark gewölbte Form; andere dagegen strahlen in einzelne fast handförmige, breite, kurze Zweige aus.

Wie gesagt, habe ich bei der Entstehung der Risse und der Areolen-Bildung keine bestimmte Regel feststellen können, nach der die Felderung des Thallus vor sich geht; die dichotome Verzweigung der Lappen ist vielleicht der erste Anfang.

Die Apothecien scheinen bei der Areolierung des Thallus eine wesentliche Rolle zu spielen, indem sie durch ihre Entstehung und ihr Wachstum die Thalluslappen zerteilen und areolieren. In der Mitte scheint der Thallus ganz durch das nachträgliche Wachsen der Früchte aufgebraucht zu werden, denn man sieht kaum noch kleine Thallusreste. Die Früchte sitzen gleichsam dem Substrat direkt auf.

Durch die Areolierung einerseits und durch die Apothecienentwicklung andererseits wird das Gefüge der einzelnen Thallusteile unter sich gelockert. Als weitere Faktoren, die ebenfalls an der Zerstörung der Thallusrosette arbeiten, sind die Witterungsverhältnisse heranzuziehen. Durch das abwechselnde Feucht- und Trockenwerden des Thallus und die dadurch auftretenden Spannungen innerhalb jeder Thallusareole wird der Zusammenhang zwischen Thallusareole und Substrat ein lockerer, bis allmählich durch die Wiederholung dieser Prozesse die Areolen sich gänzlich von der Unterlage lösen und vom Winde fortgetragen werden.

Durch diese losgetrennten Thallusareolen, die meistens noch mit Apothecien besetzt sind, ist der Flechte ein Mittel in die Hand gegeben, durch welches sie sich vegetativ vermehren kann, denn diese Thallusfragmente

besitzen die Möglichkeit, sobald sie in günstige Bedingungen gelangt sind, einem neuen Flechtenindividuum seinen Ursprung zu geben. An den ausgebrochenen Teilen des Mutterthallus kann man im Hochgebirge häufig die Beobachtung machen, daß von den Rändern aus neue Lappen-Sprossungen sich bilden, die nach dem frei gewordenen Raum hin wachsen, um diesen wieder zu besetzen und den Thallus wieder zu ergänzen.

Es steht also auch dieser Flechte, wie *Placodium saxicolum* außer der Verbreitung durch die Sporen anch die durch abgerissene Thallusteile zur Verfügung. Soredien kommen bei *Gasparrinia* nicht vor. Mithin liegt die Vermutung, daß die Thallusareolen die fehlende Soralbildung ersetzen, sehr nahe. Inwieweit die Pyknoconidien an der Vermehrung und Verbreitung der Flechte teilnehmen, entzieht sich vorläufig noch meiner Beurteilung, da bisher keine genügenden Beobachtungen vorliegen.

3. **Dimelaena oreina** (Ach.) Kbr.

Ein weiteres Objekt, an welchem die Areolenbildung sehr gut zu verfolgen ist, bietet *Dimelaena oreina.* Wie die beiden vorher besprochenen, gehört auch sie in die Gruppe der *Placodineae.* Sie ist eine typische Hochgebirgsflechte und bevorzugt sonnige, steile, glatte Granitwände, an denen sie ihre grüngelben, fächerförmig-wachsenden Thalli entwickelt. Dem Substrat liegt sie äußerst fest an, so daß es fast unmöglich ist, sie ohne unwesentliche Verletzung davon abzulösen. Ich habe die Art vornehmlich am Schafberg bei Pontresina gesammelt, wo sie an den nach Südwesten abfallenden Granitwänden, die bisweilen einer Berieselung ausgesetzt sind, äußerst üppig wuchs und infolge ihrer schönen Thallusformen einen herrlichen Anblick bot.

Der Thallus ist in der Mitte krustig-schollig, während er am Rande in Lappen ausläuft, die ein typisch zentrifugales Wachstum mit dichotomischer Teilung an den Enden haben. Eine Rinde ist nur oberseits entwickelt und besteht aus einer Schicht kleiner, kugeliger Zellen. Die Unterseite ist unberindet, so daß die Flechte mit der Markschicht direkt dem Substrat aufliegt; nur an den Rändern der zentrifugal sich ausbreitenden Lappen greift die obere Rinde ein wenig nach unten über. Unter der oberen Rinde befindet sich eine geschlossene Zone aus freudig-grünen Gonidien. Daran schließt sich die Markschicht, die ein Flechtwerk aus dünnen, kurzgliedrigen Hyphen darstellt; ihre unteren Enden verlaufen parallel zu einander und senkrecht zum Gestein. Allem Anschein nach sind die Enden der parallelen Hyphen besonders befähigt in das Gestein einzudringen und die Flechte in demselben zu verankern, infolgedesssen ist es äußerst schwer, ein Thallusstück unversehrt von dem Substrat abzulösen.

Die schwarzen Apothecien sind anfangs den grüngelben Thalluswarzen

eingesenkt, besitzen dauernde Berandung und einen Durchmesser bis zu 1 mm. Die Schlauchschicht derselben besteht aus verleimten, oben kopfartig verdickten, gebräunten Paraphysen und keuligen Asci, welche 8 braune biskuitartig eingeschnürte Sporen enthalten.

Die Farbe des Lagers dieser Flechte ist meistens grüngelb, doch kommen auch andere Nuancen vor. Die Beschaffenheit der Kruste ist in der Mitte warzig gefeldert, während die Randpartie gelappt ist. Die zentrifugal wachsenden Randlappen sind glatt, dicht gedrängt, flach mit buchtiggerundeten, dunkel umsäumten Enden. Dieser schwarze Saum besteht aus braunen, dicht verflochtenen Hyphen, die dem Substrat fest anliegen. Die Lagerung der Gonidien sowie der Verlauf der Hyphen ist in den zentralen, gefelderten Partien der gleiche wie in den Randlappen. Außer den strahligwachsenden Lappen sind auch die Thallusareolen schwarz gesäumt; diese Umsäumung besteht aus schwarzen kurzgliedrigen, perlschnurartigen Hyphen, die in hohem Maße an den Protothallus von Rhizocarpon geographicum erinnern; nur besitzen dieselben bei meinen untersuchten Exemplaren weniger verdickte Zellwände.

Nachdem wir die habituellen und anatomischen Verhältnisse klargelegt haben, wollen wir uns bei dieser Flechte mit der Areolenbildung beschäftigen. Um ein klares Bild von diesem Vorgang zu bekommen, geht man am besten vom Rande aus.

Die Randlappen sind am Ende gewölbt, dichotom verzweigt und wachsen zentrifugal nach außen. An jedem isoliert wachsenden Lappen kann man die Beobachtung machen, daß, sobald derselbe eine gewisse Breite an seiner Spitze erreicht hat, die dichotome Gabelung eintritt. Nach eingetretener Teilung wächst jede Hälfte für sich weiter bis wieder zu diesem Stadium. Aus dieser bei einer bestimmten Breite eintretenden dichotomen Gabelung der Lappen läßt sich auch ihre fast konstant bleibende Gestalt erklären. Neben dieser Spaltung am Ende der Lappen findet sich noch eine andere, die senkrecht zur Wachstumsrichtung derselben verläuft. Diese beginnt in einer gewissen Entfernung von der Spitze eines jeden Lappens und schneidet fast ganz regelmäßige, unter sich gleich große Stücke von diesen wachsenden Randlappen ab. Ungefähr 3 cm von dem Rande kann man noch an der Hand der gebildeten Thallusareolen, die in geraden Reihen angeordnet liegen, den Verlauf der früheren Thalluslappen rekonstruieren, während im Zentrum die Anordnung der Areolen ganz unregelmäßig und ihre Entstehung nicht mehr nachweisbar ist. Auffallend ist besonders, daß alle Thallusareolen fast die gleiche Größe haben, was sich ohne Schwierigkeit aus der Wachstumsweise der Randlappen ableiten läßt. Die Areolen sind meist von quadratischer Form (Fig. 3).

Welches nun als die Ursache für die Rißbildung und später eintretende Felderung anzusehen ist, darüber läßt sich leider noch keine hinreichende Erklärung abgeben. Aller Wahrscheinlichkeit nach haben wir es mit einer

Spannungsdifferenz zu tun, die infolge von interkalarem Wachstum der Hyphen in der Rinden- resp. Gonidienschicht entsteht und welche sich auf diese Weise auszugleichen sucht. Eine andere Möglichkeit der Ausgleichung des Spannungsunterschiedes ist der Flechte nicht gegeben, da sie mit ihrer Unterseite in innigem Zusammenhang mit dem Substrat steht.

Merkwürdigerweise beginnen die Querrisse immer an den beiden Längsseiten der Randlappen, niemals konnte ich das erste Auftreten derselben in der Mitte der Randlappen feststellen. Auch hier kommen Überwachsungen des Thallus in den zentralen Partien vor. So habe ich auf einen Querschnitt, den ich durch eine mittlere Thalluspartie führte, drei Schichten über einander konstatieren können. In den beiden oberen Thalluslagen waren die Gonidien noch schön gefärbt und lebensfähig, während sie in der untersten etwas verfärbt waren und ein krankhaftes Aussehen hatten. Diese Beobachtungen sprechen dafür, daß das Licht für das Leben der Gonidien und ihre Tätigkeit eine große Rolle spielt, da sie dasselbe zu ihren

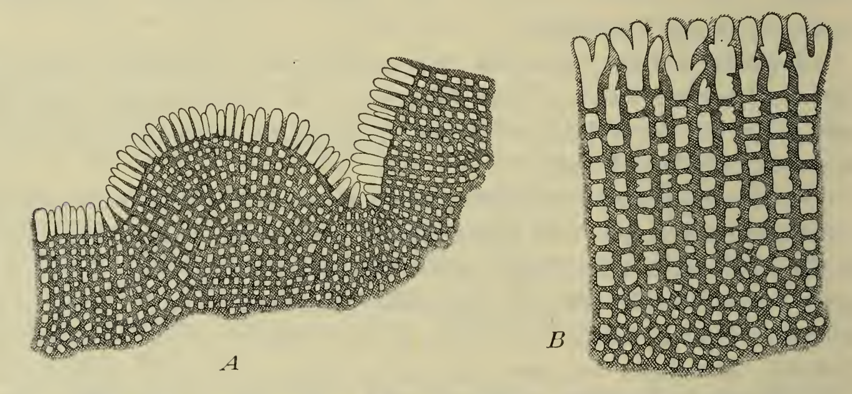


Fig. 3. Habitusbilder von *Dimelaena oreina* (Ach.) Kbr. — *A* Teil einer Thallusrosette bei schwacher Vergrößerung. *B* Stück einer Randpartie bei stärkerer Vergrößerung, die meist in Reihen angeordneten Areolen zeigend.

Lebensfunktionen unbedingt brauchen und da, wo ihnen dasselbe nicht geboten wird, ihre Funktionen einstellen und zugrunde gehen. Gerade *Dimelaena* ist besonders gut geeignet, um die Frage betreffs der Areolierung des Thallus zu lösen oder uns der Lösung wenigstens näher zu bringen. Leider standen mir keine ganz jugendlichen Exemplare zur Verfügung; es waren immerhin schon ansehnliche Thalli entwickelt. Aber trotzdem glaube ich an Hand meiner Beobachtungen und Untersuchungen mich dahin aussprechen zu dürfen, daß es ganz falsch ist, wenn man bei dieser Flechte sowie bei *Gasparrinia* und *Placodium* jede einzelne Areole oder Thalluswarze als einen Einzelthallus oder als ein Flechtenindividuum ansehen wollte; mithin die Thallusrosette als ein Konglomerat von gleichartigen Gebilden auffassen wollte. Die Entstehungsweise der Thallusareolen und somit des inneren, krustigen Teiles der Flechte spricht nicht für diese Auffassung.

Bei jüngeren Individuen ist eine kleine Thallusrosette vorhanden, welche nur aus lappigen Gebilden besteht. In dem Maße, wie diese Lappen wachsen und sich zentrifugal ausbreiten, schreitet die Areolenbildung von außen nach innen fort und nicht umgekehrt. In diesem Falle sind also die sog. Einzelthalli, die ich schlechthin Areolen nenne, nicht das primäre, sondern das sekundäre. Daher fasse ich einen Flechtenthallus, der wie bei dieser Flechte aus einer gelappten Randpartie und einer in der Mitte gelegenen großen Anzahl von Thallusareolen besteht, als ein »Individuum« auf, nicht als ein Konglomerat von Einzelthalli.

Die Frage, welchen Zweck die Flechte mit dieser Areolenbildung zu erreichen sucht, liegt auf der Hand. Nach meinen bisherigen Beobachtungen und Untersuchungen bin ich zu dem Resultat gekommen, daß es hauptsächlich zwei Punkte sind, welche durch die Areolierung des Thallus von der Flechte erstrebt und erreicht werden. Erstens sehe ich in der Areolierung des Thallus den ersten Schritt, den die Flechte zu ihrer vegetativen Vermehrung tut. Die Randlappen sind derartig fest mit dem Substrat verbunden und verwachsen, daß ein Ausbrechen kaum möglich ist, während andererseits der Zusammenhang der inneren Areolen sowohl unter sich als auch mit dem Substrat ein weit geringerer ist; dazu kommt noch, daß durch die Dauer der Besiedelung das Gestein mürbe geworden ist. Sodann kommen noch die interkalaren Wachstumserscheinungen in jeder Areole in Betracht, die in dem gleichen Sinne tätig sind. Als letzter Punkt wären die extremen Witterungsverhältnisse im Hochgebirge anzuführen, die ebenfalls indirekt in nicht geringem Maße zur Lockerung der einzelnen Thallusareolen beitragen und zuletzt auch die Zerbröcklung des Thallus bewerkstelligen. Meistens sind es die mittelsten Partien der Thallusrosette, die ausgebrochen sind, weil gerade hier alle die oben erwähnten Faktoren am intensivsten und am längsten wirksam waren. Gelangen diese ausgebrochenen Teile, die sich schließlich in ganz kleine Partikelchen auflösen, auf ein für sie günstiges Substrat, so besitzen sie die Möglichkeit, zu einem neuen Thallusindividuum auszuwachsen. Bisweilen findet man ebenfalls bei dieser Flechte die Erscheinung, daß in diesen innerhalb des Mutterthallus freigewordenen Raum wieder neue Thalluslappen hineinwachsen und den Thallus zu ergänzen suchen.

Das zweite wichtige Moment, daß ich in der Areolierung des Flechtenthallus sehe, ist die Vergrößerung ihrer Oberfläche. Sie wird dadurch zu lebhafterer Assimilationstätigkeit angeregt, was mit einer größeren Nahrungsproduktion für den Flechtenpilz verbunden ist.

Wie gesagt, ist die Areolierung des Thallus für die Flechte von mehrfacher Bedeutung. Besonders aber hat sich die Flechte mit Hilfe der Areolenbildung ein Mittel geschaffen, das ihre Verbreitung und Weiterexistenz in hohem Maße sichert und viel wirksamer sein kann, als die Sporen. Eine Fortpflanzung durch Soredien findet bei obiger Flechte nicht statt.

4. **Lecanora badia** (Pers.) Ach.

Das Untersuchungsmaterial habe ich am Piz Mundaun (2065 m) gesammelt, wo es auf schieferigem Granit wächst; sonderbarerweise bevorzugt hier die Flechte die Felsblöcke, die zerstreut in den Alpentriften unterhalb der Felswände des eigentlichen Gipfels liegen. Infolge der schieferigen Beschaffenheit des Gesteins konnte ich große, schöne Exemplare abhauen und mitnehmen. Ich habe Thalli bis zu 12 qcm gemessen, die in voller Lebensfrische vegetierten und reichlich mit Apothecien besetzt waren. Der Thallus dieser Flechte ist von glänzend brauner Farbe, meist dick, fast hornartig entwickelt, großwarzig, rissig-gefeldert und am Rande schwach gelappt. Bisweilen nimmt die Kruste eine etwas grauere Nuancierung an, die wohl nur durch den Standort bedingt ist. An der glänzenden Kruste ist diese Art immer sicher zu erkennen. Das Vorlager ist schwarz. Die Apothecien sind angedrückt, mit ziemlich flacher, stark glänzender, braunschwarzer Fruchtscheibe und ungeteiltem, hellerem Lagerrande. Ihre Größe variiert zwischen 0,5 und 2 mm. Die Schlauchschicht besteht aus oben verdickten, gebräunten, stark verschleimten Paraphysen und keulenförmigen Asci, die je 8 Sporen enthalten. Die Sporen selbst sind klein, ellipsoidisch bis spindelförmig, wasserhell und messen 3—6 μ in der Dicke und 10—15 μ in der Länge. In den Thalluswarzen eingesenkt, befinden sich zahlreiche Pykniden, in denen haarförmige, gerade Pyknoconidien an einfachen Sterigmen abgeschnürt werden.

An Querschnitten durch den Thallus kann man drei Zonen unterscheiden; die Rinde, die Gonidienschicht und endlich das Mark. Eine untere Rinde fehlt hier vollkommen. Wir sehen hier also zum ersten Male einen typischen Vertreter der echten Krustenflechten. Die obere Rinde differenziert sich wiederum in zwei Schichten, eine äußere und eine innere Rindenschicht. Die innere Rinde besteht aus dicht verflochtenen Pilzhyphen, welche ein Paraplektenchym bilden und zum Unterschiede von der äußeren aus lebenden Elementen zusammengesetzt ist. Die äußere Rinde stellt eine vollkommen homogene Schicht dar, in der sich weder ein Faserverlauf noch Zelllumina nachweisen lassen. Diese eigenartige Oberflächenschicht, die mehrere Lichenologen mit der Cuticula bei höheren Pflanzen verglichen haben, findet sich bei vielen Krustenflechten ausgeprägt. Diese homogene, weiß erscheinende Schicht kommt durch Absterben der Hyphenspitzen und Verschmelzen derselben zu einer gleichmäßigen, dichten Masse zustande. Die Zellen sind vollkommen tot und haben nur noch eine physiologische Bedeutung für die Flechte. Die äußere Rinde hat die Funktion der inneren, lebenden Rinde zu unterstützen und zu vergrößern; vor allem die Gonidienschicht vor allzu starker Insolation, verbunden mit allzu großer Wasserabgabe zu schützen. Darunter liegt die innere Rinde. Die Gonidienzone stellt ein ununterbrochenes Lager

dar, bestehend aus großen, freudig-grünen Algenzellen. An diese Schicht schließt sich nach unten das Mark an, das aus locker verflochtenen Hyphen besteht und bisweilen einige zerstreut liegende Algenzellen einschließt. Da bei dieser Flechte keine untere Berindung vorhanden ist, so treten die Hyphenenden der Markschicht näher aneinander und dienen der Flechte zu ihrer Befestigung auf dem Substrat.

Früher glaubte man, daß die Markschicht neben ihrer rein mechanischen Funktion noch eine ernährungs-physiologische zu erfüllen habe. Dem ist aber nach den neueren Untersuchungen und Beobachtungen nicht so. Die Markschicht, mit welcher der Thallus dem Substrat aufliegt, ist weiß, infolge der in ihr enthaltenen Luft. Die Luft, die in den Zwischenräumen der Hyphen sich vorfindet, hindert nun in hohem Maße die Wasseraufnahme von unten her; letzteres haben Zukal und Nilson experimentell nachgewiesen und ich selbst habe ihre Experimente wiederholt und bin zu der gleichen Ansicht gekommen, daß nämlich die Wasseraufnahme hauptsächlich vom Rande und der Rinde aus geschieht. Mithin ergibt sich, daß die Markschicht vornehmlich der Befestigung der Flechte auf dem Substrat dient. Nach Darlegung dieser anatomischen Verhältnisse wird die folgende Betrachtung über die Wachstumsweise des Thallus leicht verständlich werden.

Die Peripherie des Thallus besteht aus kleinen, braunen Lappen, die nur selten noch an den Exemplaren aufzufinden sind. Daher erscheint der Thallus meistens ohne Randzone. Die Thallusareolen gliedern sich an der Basis der zentrifugal wachsenden Lappen ab und nehmen durch nachträgliches Dickenwachstum die warzige, buckelige Gestalt an. Wir haben also zunächst zu unterscheiden zwischen den Thallusareolen und den später auf ihnen entstehenden warzigen Auswüchsen. Anfangs sind die Risse zwischen den am Rande abgegliederten Areolen noch sehr schmal, allmählich nehmen sie an Breite und Länge zu. Ein bestimmter Verlauf der Risse ließ sich nicht feststellen. Neben dem Wachstum des Thallus in die Fläche, findet später noch ein solches in die Dicke statt. Die entstandenen Thallusareolen vergrößern sich an ihrer Oberfläche durch fortwährende Neubildungen, die uns als kleine, braune halbkugelförmige Warzen erscheinen und die in großer Anzahl vorhanden, dem Thallus die Bezeichnung »areolato-squarrosus« verschaffen.

Bisher hat es keine genügende Erklärung für die Entstehung dieser warzenförmigen Auswüchse gegeben. Sie könnten auf zweierlei Weise entstanden sein. Einmal könnte ein kleiner Algenhaufen von außen her auf den Thallus gelangt sein, der dann von den Hyphen ergriffen, umsponnen und in ihren Bereich gezogen wäre. Diesen Fall würde man mit dem Namen »Cephalodienbildung« belegen. Aber diese Erklärung erscheint sehr unwahrscheinlich. Die zweite, die sich auf das sog. »interkalare Wachstum« der Thallushyphen stützt, scheint der Sache schon näher zu kommen.

Nur der Ausdruck »interkalares Wachstum« erklärt nichts; es ist eine Umschreibung für einen Vorgang, den wir selbst nicht genau kennen und dessen Ursache uns noch unklarer ist. Nach meinen bisherigen Untersuchungen glaube ich zu dem Resultat gekommen zu sein, daß wir es mit Wachstumsvorgängen der Hyphen sowohl wie der Algen im Inneren des Thallus zu tun haben. Zunächst besitzen die Thallusareolen eine glatte Oberfläche, auf der nach einiger Zeit ein kleiner Buckel zutage tritt. Die Entstehung dieser Vorwölbung glaube ich auf eine stärkere Verästelung der Rindenfasern und eine lebhafte Vermehrung der Gonidien zurückführen zu dürfen; wodurch die Hyphen zu diesem Prozeß angeregt werden, darüber habe ich bis jetzt keine genügende Klarheit erhalten. Schwendener führt als Ursache der starken Verästelung das Absterben der Gonidien in der Rinde an. Die Warzen, die nachträglich auf den Thallusareolen entstanden sind, zeigen wie diese ebenfalls die zweierlei Berindung. Bei der Besprechung der anatomischen Verhältnisse habe ich bereits der äußeren und der inneren Rinde gedacht, in welche beiden Komponenten sich die Rindenschicht bei unserer Flechte gliedert. In dem Maße, wie die Rinde auf der Außenseite abstirbt, wird sie auf ihrer Innenseite durch Verflechten und Verschmelzen stark verzweigter Hyphen wieder ersetzt, so daß die Dicke der Rindenschicht zeitlebens die gleiche bleibt. Diesem Wachstumsprozeß der Hyphen folgt auch die Gonidienschicht, die sich immer in gleicher Entfernung von der Rinde hält. Die Algenzone paßt sich genau den Formen des Thallus an; sie wölbt sich wie dieser nach oben und folgt dem Wachstum der Hyphen. Bisweilen gelangen durch diesen Wachstumsprozeß Gonidien in die Rinde; diese sterben allmählich ab; durch Anwendung einer Chlorzinkjodlösung kann man ihre zurückgebliebenen Hüllen sichtbar machen. Aber die Algenzone hält sich nicht nur in einem bestimmten Abstande an der Rinde, sondern sie behält auch dauernd ihre gleiche Breite. Die in die Rinde gelangten Algen werden durch eine stete Vermehrung der grünen Zellen in der unteren Schicht der Gonidienzone wieder ersetzt. Warum nun gerade die Algenschicht sich immer in einer gewissen sich immer gleich bleibenden Entfernung von der Rinde lebend und funktionsfähig erhält, dafür hat man viele Erklärungen herangezogen. Am wahrscheinlichsten scheint auch mir die von den meisten Autoren ausgesprochene Ansicht, daß die Algen nur in dieser Thalluspartie die geeigneten Bedingungen zu ihrer Existenz finden. Auch tiefer im Mark liegende Gonidien sind meist abgestorben. Da die grünen Zellen zu ihrer Assimilationstätigkeit erstens das Licht brauchen und zweitens auf eine bestimmte Lichtstärke gestimmt sind, so dürfen dieselben sich auf der einen Seite nicht allzuweit von der Rinde entfernen, auf der anderen Seite sich ihr nicht allzu sehr nähern, um nicht von den auffallenden Sonnenstrahlen ausgetrocknet und getötet zu werden.

Im Laufe der Entwicklung nehmen die zuerst kleinen Vorwölbungen

an Größe zu und stellen am Ende ihrer Wachstumsperiode ansehnliche Warzen dar, auf denen dann später die Apothecien sitzen. Meistens entstehen auf den ersten warzenförmigen Auswüchsen wiederum kleine, die ihrerseits heranwachsen und neue Vorwölbungen hervorbringen. Durch diese sich wiederholenden Wachstumsprozesse erhält der Thallus im Laufe der Zeit eine beträchtliche Dicke, die meistens vom Rande nach dem Zentrum hin zunimmt. So kommt es, daß man nach einer gewissen Zeit der Entwicklung des Thallus nicht mehr imstande ist, die ursprünglich entstandenen Thallusareolen genau festzustellen, sondern daß nunmehr jede ursprünglich ebene Thallusareole von einer größeren oder kleineren Anzahl warzenförmiger Auswüchse besetzt ist; die auf diese Weise entstandenen Gebilde sind durch größere oder kleinere Risse getrennt. Die Risse treten im trockenen Zustande des Thallus sehr gut zutage, während sie nach dem Anfeuchten bis zur Unkenntlichkeit verschwinden. Durch die Rißbildung ist die Kruste wesentlich in ihrem gegenseitigen Zusammenhange gelockert und den Angriffen der Witterungsverhältnisse in hohem Grade ausgesetzt, die ihrerseits eine Lockerung zwischen den einzelnen Thallusareolen und dem Gestein herbeiführen.

Wenn nun in erster Linie die Areolierung und die extremen Witterungsverhältnisse zu dieser Lockerung des Thallus beitragen, so sind es in zweiter Linie die Apothecien, die durch ihre quellenden Eigenschaften verbunden mit dem dadurch entstandenen Druck, die Thallusteile in die Höhe heben und ihnen den festen Zusammenhang mit dem Substrat zu rauben suchen.

Ich habe im Laboratorium Messungen über die Größenzunahme der Apothecien angestellt, um einerseits zu zeigen, daß die Volumenvergrößerung keine geringe ist, andererseits daß die hieraus resultierende Spannung wohl als Ursache für eine Hebung des Thallus betrachtet werden kann. Im Mittel ergab sich bei dieser Flechte als Zuwachs 10—15%.

Besonders in der Mitte des Thallus, wo die Früchte sehr dicht stehen und sich mehrfach mit ihren Rändern berühren, wird die Spannung, die sich in einem Vorwölben Luft zu machen sucht, ziemlich beträchtlich sein und erscheint wohl befähigt, Thallusteile ihres festen Zusammenhanges mit der Unterlage zu entreißen. Daher findet man meistens die zentralen Partien der Kruste lose oder bereits ausgebrochen.

Die Areolierung des Thallus hat auch hier einen doppelten Zweck zu erfüllen. Erstens erreicht die Flechte durch die Ausbildung der Felder eine größere Gesamtoberfläche und zweitens hat sie sich durch die Areolierung des Thallus eine Möglichkeit zu einer rein vegetativen Vermehrung geschaffen, die auch hier die fehlende Soralbildung zu ersetzen bestimmt ist. Neben die vegetative Vermehrung durch Thallusfragmente tritt die fruktifikative Fortpflanzung durch Sporen, die auch bei *Lecanora badia* in hohem Maße zur Entwicklung gelangt ist, denn man findet sehr häufig

im Hochgebirge Exemplare, die so dicht mit Apothecien besetzt sind, daß man kaum noch den darunter befindlichen Thallus sieht.

Apothecien-Messungen bei Lecanora badia.

trocken	feucht	Zuwachs in mm	Zuwachs in %
breit $2^1/_4$ mm lang $2^1/_4$ »	breit $2^3/_4$ mm lang $2^1/_2$ »	$^1/_2$ mm $^1/_4$ »	22 % 11 %
breit $2^1/_4$ » lang 2 »	breit $2^1/_2$ » lang $2^1/_2$ »	$^1/_4$ » $^1/_2$ »	11 % 25 %
breit $1^1/_2$ » lang 2 »	breit $1^3/_4$ » lang $2^1/_2$ »	$^1/_4$ » $^1/_2$ »	16 % 25 %
breit 2 » lang 2 »	breit $2^1/_4$ » lang $2^1/_4$ »	$^1/_4$ » $^1/_4$ »	12 % 12 %
breit $1^3/_4$ » lang 2 »	breit 2 » lang $2^1/_4$ »	$^1/_4$ » $^1/_4$ »	14 % 12 %
breit $2^1/_4$ » lang $2^1/_2$ »	breit $2^1/_2$ » lang $2^3/_4$ »	$^1/_4$ » $^1/_4$ »	11 % 10 %
breit $2^1/_2$ » lang 2 »	breit 3 » lang $2^1/_2$ »	$^1/_2$ » $^1/_2$ »	20 % 25 %
breit 2 » lang $2^1/_2$ »	breit $2^1/_2$ » lang 3 »	$^1/_2$ » $^1/_2$ »	25 % 20 %
breit $2^1/_2$ » lang $2^3/_4$ »	breit 3 » lang 3 »	$^1/_2$ » $^1/_4$ »	20 % 10 %
breit $2^1/_4$ » lang $2^1/_2$ »	breit $2^1/_2$ » lang $2^3/_4$ »	$^1/_4$ » $^1/_4$ »	11 % 10 %
breit $2^1/_2$ » lang $2^1/_2$ »	breit $2^3/_4$ » lang $2^3/_4$ »	$^1/_4$ » $^1/_4$ »	10 % 10 %
breit $2^1/_2$ » lang $2^3/_4$ »	breit $2^3/_4$ » lang 3 »	$^1/_4$ » $^1/_4$ »	10 % 10 %

Zum Schluß möchte ich nochmals darauf hinweisen, daß bei *Lecanora badia* der Thallus nur ein »Flechtenindividuum« darstellt, — gleichwohl er aus einer Anzahl morphologisch und physiologisch gleichartiger Elemente zusammengesetzt ist, — weil der Thallus anfangs ein einheitliches wachsendes Gebilde vorstellt und die Areolierung erst eine sekundär auftretende Erscheinung ist.

5. **Lecanora cenisia** Ach.

Lecanora cenisia ist an Felsen und Steinen des Vor- und Hochgebirges häufig, wo sie bisweilen ausgedehnte Krusten bildet und ganze Wände

überzieht. Meine untersuchten Exemplare habe ich zum Teil im Malfontal bei Pettneu gesammelt, ein anderer Teil stammt von St. Christoph am Arlberg und den Bernina-Häusern. Es ist eine typische Kieselflechte; sie kommt auf Granit, Quarz, Sandstein vor und ist verbreiteter, als man früher glaubte.

Die Kruste ist im Alter ansehnlich dick, wulstig, uneben, körnig-warzig und rissig-gefeldert. Die Farbe variiert zwischen weiß-grau und schmutziggrau. Der Thallusrand wird von einer schmalen, schmutzig-blauen Zone gebildet, in der das Marginalwachstum des Thallus stattfindet. Unmittelbar hinter dem bläulichen Saume treten die ersten Areolen auf, die sich zunächst als kleine schmutzig-graue Thallusschollen kennzeichnen. Diese anfangs kleinen Vorwölbungen nehmen im Laufe der Entwicklung durch nachträglich eintretendes interkalares Wachstum an Größe und vor allem an Dicke zu, so daß der Thallus später eine ansehnliche Stärke aufweist. Durch diesen nachträglichen Wachstumsprozeß der sekundär entstandenen Areolen ist ihre ursprüngliche Gestalt und Größe nicht mehr gut erkennbar und so kommt es, daß man nach einiger Zeit nicht mehr imstande ist, die früher vorhandenen Thallusareolen von den späteren warzenförmigen Gebilden zu unterscheiden. In diesem Stadium hat die Kruste meistens eine bedeutende Dicke aufzuweisen, die, wie erwähnt, erstens auf das nachträglich eintretende interkalare Wachstum, zweitens auf Überwachsungen des Thallus zurückzuführen ist. Nur in frühester Jugend kann man die sekundär auftretenden Areolen bei der sonst einheitlich wachsenden und sich zentrifugal ausbreitenden Kruste feststellen.

Der anatomische Bau des Thallus zeigt uns folgendes Bild. Zunächst überzieht den Thallus eine Rinde, die aus farblosen, eng verflochtenen Hyphen besteht und eine fast hyaline Schicht darstellt. Daran schließt sich die Gonidienzone, die ein in sich geschlossenes, grünes Band bildet. Meistens ziehen sich die Gonidien längs der Risse nach dem Inneren zu hin; soweit natürlich nur, als sie die für sie notwendigen Existenzbedingungen erfüllt sehen. Das Mark besteht aus ziemlich dicken, kurz septierten Hyphen, die ein eng verflochtenes Netzwerk bilden. Stellenweise ist diese Schicht sehr stark entwickelt und macht den größten Bestandteil des Thallus aus. Durch den großen Luftgehalt erscheint sie weiß. Einige Zentimeter vom Rande treten die ersten Apothecien auf, die nach dem Zentrum an Zahl und Größe zunehmen. Die Früchte selbst sind sitzend, mit anfangs flacher, später stark gewölbter schwarzer Scheibe und einem dicken, weißen, meist krenulierten Lagerrande. Die Größe derselben schwankt zwischen $1\frac{1}{2}$—3 mm. Die Schlauchschicht besteht aus stark verleimten, oben grünlich braunen Paraphysen und schmalkeuligen Asci, die acht ovale, mittelgroße, hyaline Sporen enthalten. Die Apothecien werden überdeckt von einer braunen, krumigen Schicht, die wahrscheinlich als ein Abscheidungsprodukt der Paraphysen zu betrachten ist. Jod

färbt die Schicht intensiv blau. Die Pykniden sitzen äußerst zahlreich auf dem Thallus und erscheinen als schwarze, etwas eingesenkte Punkte. Sie enthalten schwach gekrümmte Pyknoconidien.

Behandelt man die Kruste mit Jodtinktur, so nimmt sie zuächst eine gelbe, später dunkelbraune Färbung an.

Durch Anfeuchten mit Wasser erhält die Kruste eine einheitliche Gestalt; die Risse verschwinden und die Warzen treten dichter zusammen. Meine Untersuchungen ergaben, daß die aus zahlreichen Warzen gebildete Kruste als »ein Thallus« oder als »ein Flechtenindividuum« zu bezeichnen ist. Auch die Entstehungsweise des Thallus spricht für diese Definition. Es ist nur selten möglich, Exemplare mit gut entwickeltem Rande zu finden; nur diese allein können uns in den Stand setzen, die Frage nach der Entstehung des Thallus und seiner Auffassung definitiv zu lösen.

Die Areolierung des Thallus sowohl wie die Apothecien sind der Flechte als Mittel für ihre Verbreitung und Vermehrung unentbehrlich. Durch die Felderung und die wulstigen Thallusbildungen wird der Zusammenhalt der Kruste wesentlich gelockert; in gleicher Weise wirken die klimatischen Einflüsse auf den Thallus. Durch das abwechselnde Feucht- und Trockenwerden treten Spannungen auf, die allmählich den Zusammenhang zwischen den Areolen und dem Substrat lockern und schließlich ein definitives Ablösen herbeiführen. Durch das Quellen der Apothecien und der daraus resultierenden Spannung wird der Thallus in die Höhe gehoben. Meistens brechen die zentralen Partien der Krusten zuerst aus, da auf sie die verschiedenen Faktoren am längsten und intensivsten gewirkt haben. Diesen losgelösten Thallusteilen verdankt die Flechte in vieler Hinsicht ihre weitere Existenz; daneben findet natürlich auch eine Vermehrung und Fortpflanzung durch Sporen statt; diese sind aber in viel höherem Maße verschiedenen Zufälligkeiten ausgesetzt, als die sich ablösenden Thallusfragmente, die hier ebenfalls die Stelle von Soralen vertreten.

6. **Lecanora sordida** (Pers.) Th. Fr.

Die Kruste von *Lecanora sordida* ist dick, ausgebreitet, später rissig-gefeldert. Die Farbe des Thallus ist weiß, grauweiß oder bläulichweiß. Der Thallus ist von einem weißen Saum umgeben, welcher den sterilen Pilzthallus darstellt und aus weißen, dickwandigen, strahligverlaufenden Hyphen besteht. Leider stand mir bei dieser Flechte kein Exemplar zur Verfügung, welches diese Randzone in guter Entwicklung zeigte. Offenbar beginnt die Felderung und Rißbildung in unmittelbarer Nähe des Randes. Der Rand selbst wächst zentrifugal und schiebt sich gleichsam als eine in sich geschlossene Zone auf dem Substrat weiter. In der äußersten Peripherie sind keine Gonidien vorhanden, während weiter nach dem Inneren dieselben in Gruppen, von Hyphen umsponnen, auftreten. Sobald die

Hyphen in Berührung mit den Algen getreten sind, finden sich auch die ersten Stadien der Areolierung. Es erscheinen die jüngsten Risse als sehr feine Linien, die noch nicht bis zur gegenüberliegenden Seite der Areole durchlaufen, während die älteren Risse vollständig die Areolierung des Thallus durchgeführt haben. Die Breite der Risse nimmt nach dem Zentrum zu; durch Anfeuchten verschwinden die Risse und der Thallus stellt eine einheitliche Fläche dar. Die Randpartie ist frei von Apothecien; die ersten treten etwa in einer Entfernung von 2 cm vom Rande auf. Nach dem Zentrum hin nehmen sie an Zahl und Größe zu. Die Früchte sind 1—2 mm breit, der Kruste eingesenkt oder angedrückt, zuerst flach, späterhin konvex gekrümmt, meist mit blaugrauer Scheibe und dünnem, ungeteiltem, später verschwindendem Lagerrande. Die Schlauchschicht besteht aus oben gelblich gefärbten Paraphysen und kurzen zylindrischen Asci, die acht ellipsoidische, hyaline Sporen enthalten. Das ganze Apothecium ist mit einem blauen Reif bedeckt, der aus einer körnig-krumigen Masse besteht und als eine Absonderung der Paraphysen angesehen wird. Durch den gegenseitigen Druck, welchen die Apothecien während ihrer Wachstumsperiode gegen einander ausüben, erfahren sie mannigfache Verbiegungen und Veränderungen in ihrer Gestalt.

Auf dem Thallus findet man neben den Apothecien zahlreiche, schwarze, punktförmige Pykniden, die gekrümmte Pyknoconidien enthalten.

Der anatomische Bau dieser Flechte bietet also im wesentlichen nichts Neues. Die Frage nach der Definition des Begriffes »Thallus« ist in diesem Falle sehr leicht zu lösen. Wie bei allen Lecanoreen und Lecideen ist der »Thallus« mit dem Begriff »Flechtenindividuum« identisch. Der Thallus stellt anfangs ein einheitliches Gebilde dar, welches nach allen Seiten wächst, sich vergrößert und durch sekundär eintretende Rißbildung die areolierte Gestalt annimmt. Die sekundär auftretende Felderung des Thallus ist für die Flechte von weitgehender Bedeutung. Ihr verdankt dieselbe ihre Vermehrung und Verbreitung auf vegetative Weise.

Die Areolierung schreitet auch hier mit der Dicke und dem Alter der Kruste fort. Je dicker und je areolierter eine Kruste ist, umso leichter fällt sie dem Ausbrechen anheim.

Bei einigen Exemplaren von Galtür konnte ich die Beobachtung machen, daß an den Stellen, wo Thalluspartien ausgebrochen waren, die umliegenden Areolen wieder befähigt waren, zu neuen Thallusteilen auszuwachsen und den innerhalb des Thallus freigewordenen Platz wieder zu okkupieren. Sicher ist dieser Vorgang der Wiederokkupation im Gebirge eine sehr häufige Erscheinung. Sie dient in erster Linie dazu den Thallus wieder zu ergänzen und zu vervollständigen, ferner auch um ihm das nötige feste Gefüge wieder zu geben und ihn vor weiterem Zerbröckeln zu bewahren. Haben sich inzwischen irgendwelche Veränderungen lokaler oder sonstiger Art, welche auf das Gedeihen der Flechte ungünstig wirken,

eingestellt, so unterbleibt natürlich diese Rekonstruktion und der Thallus geht allmählich zugrunde.

Durch die zahlreichen Apothecien, welche den Thallus besetzen, erleidet die Kruste in gleicher Weise wie durch die Felderung eine Lockerung in ihrem Gefüge. Sehr häufig brechen die Apothecien, versehen mit einem Teile der Areolen, aus. Aber neben diesem durch Wachstumserscheinungen oder Spannungen hervorgerufenen Ausbröckeln des Thallus sind es auch die klimatischen Einflüsse, die im Hochgebirge in sehr extremer Weise auftreten und an der Zerstörung der Flechtenkruste arbeiten.

In der Nähe der Dreisprachenspitze am Stilfser Joch habe ich von dieser Flechte auch die f. *glaucoma* (Hoffm.) gesammelt, welche dieselben Thallusverhältnisse wie der Typus zeigt. Die Kruste ist bei diesem Exemplar ziemlich dick, anfangs zusammenhängend, späterhin rissig-gefeldert. Das unterscheidende Merkmal ist die stärker gewölbte, dicht bereifte Fruchtscheibe bei dieser Form, im Gegensatz zu dem Typus.

7. **Haematomma ventosum** (L.).

Haematomma ventosum bildet im Hochgebirge oft über Fuß große Krusten, die sofort durch ihre gelbgrüne Farbe und die roten Apothecien ins Auge fallen; in der Flechtenformation des Hochgebirges spielt sie eine wichtige Rolle. Ich habe die Flechte in wunderschönen Exemplaren an großen Felssteinen wachsend bei Galtür und bei Pontresina gesammelt. Man kann die Kruste mit dem Messer von der meistens glatten Unterlage wegschneiden, ohne ihr allzu große Verletzungen zuzufügen. Die Kruste ist ansehnlich dick, runzelig, warzig, meistens tief rissig-gefeldert. Die Farbe des Thallus ist gelbgrün mit weißem Rande versehen, der allseitig ausstrahlt und eine sehr lockere, flockig-fädige Struktur hat. Bei den meisten Exemplaren ist der Thallus nahe dem Rande fein bestaubt, wodurch derselbe ein sehr charakteristisches Aussehen erhält. Der lockere Aufbau des Randes und des übrigen Thallus läßt auf ein verhältnismäßig rasches Wachstum dieser Flechte schließen. Um uns über die Felderung ein klares Bild zu verschaffen, bedarf es vor allem der Kenntnis des anatomischen Aufbaus des Thallus.

Die Rinde besteht auch hier aus zwei Schichten, die ein ganz verschiedenes anatomisches Bild gewähren. Die äußere Rinde stellt eine hyaline, strukturlose Masse dar, in der kein Hyphenverlauf sich mehr feststellen läßt. Unter dieser Schicht verläuft die innere Rinde, die aus einem dicht verflochtenen Hyphengewebe besteht und von der abgestorbenen, äußeren Schicht überdeckt wird. Nach innen zu schließt sich an die Rinde die Gonidienzone, welche die gleiche Stärke hat wie die Rinde und sich in einer geschlossenen Schicht, bestehend aus freudig-grünen Algenzellen, unter derselben hinzieht. Als unterste Schicht schließt das Mark den Thallus ab,

bestehend aus dünnen, verflochtenen Hyphen, die zwischen sich zahlreiche lufterfüllte Hohlräume lassen. Mit dem Marke liegt die Flechte dem Substrat auf; eine untere Rinde existiert nicht.

Nach dieser kurzen Erörterung über den Thallusaufbau kommen wir zu der Areolierung und Felderung des Thallus. Bei näherer Betrachtung eines isoliert wachsenden Individuums sieht man in einiger Entfernung vom Rande die ersten Areolen auftreten, deren Größe und Zahl nach dem Inneren zunimmt. Leider standen mir ganz junge Stadien dieser Areolenbildung nicht zur Verfügung, sondern erst ältere, die bereits eine kräftig entwickelte Rinden- und Gonidienzone zeigten (Fig. 4).

Auch hier bilden sich durch nachträgliches interkalares Wachstum auf den Areolen warzenförmige Auswüchse, die ihrerseits durch schmälere oder

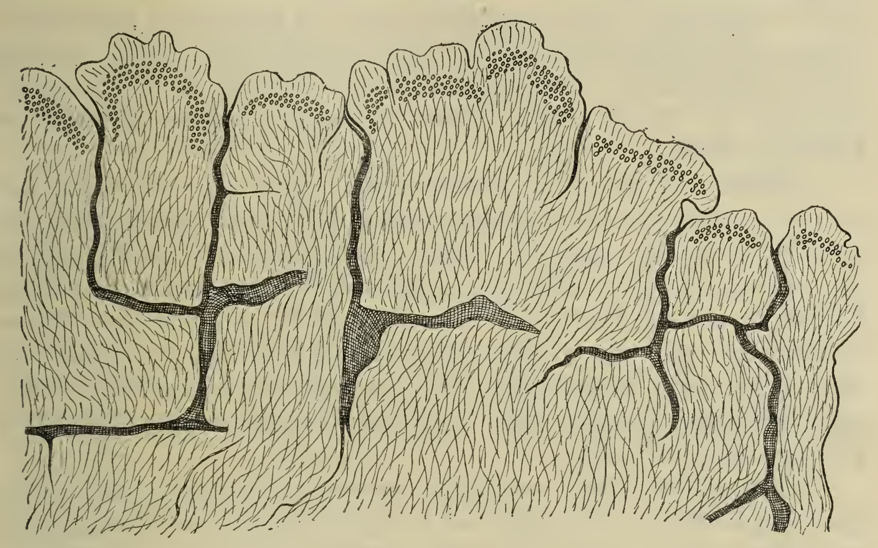


Fig. 4. Querschnitt durch den Thallus von *Haematomma ventosum* L.

breitere Risse getrennt sind. *Haematomma* verhält sich in dieser Beziehung genau wie *Lecanora badia*, wie ich des näheren auseinander gesetzt habe. Ich habe ein Stück Thallus von 3 qcm Fläche, das schmälere und breitere Risse zeigte, angefeuchtet, und nach einiger Zeit waren alle Risse verschwunden; ferner war das anfangs oben flache Thallusstück nach dem Anfeuchten stark gewölbt. Diese Wölbung der Kruste läßt sich aus der Spannung, die innerhalb des Thallus durch das aufgenommene Wasser entsteht, erklären.

Nach meinen Versuchen bin ich zu dem Resultat gekommen, daß es lediglich die Rinde und die darunter liegende Gonidienzone ist, welche das Wasser aufsaugen und für eine Zeit festhalten. Das Mark beteiligt sich nur äußerst wenig an der Wasseraufnahme. Die Gonidien besitzen infolge

ihrer quellbaren Membranen eine große Kapazität, Wasser aufzunehmen und zu speichern; natürlich nehmen die Algen mit dem ihnen zugeführten Wasser auch die in demselben gelösten Nährsalze auf, die sie in umgesetzter Form den Pilzhyphen zuführen.

Um zu zeigen, daß die Markhyphen sich nicht oder nur sehr wenig an der Wasseraufnahme beteiligen, habe ich Thallusstücke in einer feuchten Kammer aufgestellt und sie in derselben mehrere Tage belassen. Schon nach 4—8 Stunden zeigten die Risse eine Verschmälerung und nach 2 Tagen waren alle unsichtbar geworden. Dieses Experiment beweist vorläufig, daß schon allein die feuchte Luft, — die im Hochgebirge in Gestalt von Nebe sehr häufig der Flechte geboten wird — genügt, um die Risse zum Verschwinden zu bringen, und ferner, daß die Wasseraufnahme von der Rinde und der Gonidienzone allein ausgeführt wird. Die Markhyphen bleiben ganz trocken und enthalten nach wie vor Luft zwischen sich. Soweit ich nach meinen Untersuchungen urteilen kann, sind sie es nicht, die den Nahrungsverbrauch der Flechte decken. Nilson äußert sich hierüber gleichfalls in demselben Sinne.

Nachdem ich die Glocke entfernt hatte, erschienen nach einiger Zeit die Risse wieder, die mit dem Austrocknen der Rinden- und Gonidienzone allmählich an Breite zunahmen. Dieser Vorgang spielt sich im Hochgebirge sehr oft und in rascher Folge ab, so daß man wohl einsehen kann, welchen Einfluß er auf die Flechte selbst ausübt. Bisher hat man den Wetterverhältnissen, unter denen die Hochgebirgsflechten wachsen, noch nicht den ihnen gebührenden Einfluß zuerkannt; den zum Teil recht extremen Witterungsverhältnissen müssen sich die Flechten durch die Gestaltung ihres Thallus anzupassen suchen.

Die Hauptrolle aber, welche die Areolierung für die Flechte selbst spielt, ist in ihrer Verbreitung und Vermehrung durch die Thallusareolen zu suchen, die hier die Soralbildung ersetzen. Durch diese Einrichtung hat die Flechte sich ein Verbreitungsmittel geschaffen, welches unter allen Umständen ihre Weiterexistenz sichert.

Auch bei dieser Flechte deckt sich der Begriff »Thallus« mit demjenigen von »Individuum«, wie sich aus der Entstehungsweise des Thallus ergibt. Der Thallus stellt bei dieser Flechte ein am Rande einheitlich, zentrifugal wachsendes Gebilde dar, das in seinen inneren Teilen aus verschieden großen Warzen und Feldern zusammengesetzt ist.

Sehr häufig findet man in der Markschicht Gesteinspartikel eingelagert, die durch die wachsenden Hyphen mit nach oben transportiert worden sind, und welche ein Zeugnis für das Emporwachsen der Hyphen abgeben.

Die Apothecien selbst sind sitzend, dem Thallus angepreßt, mit matter, blutroter, gewölbter Scheibe und hellerem bleibendem Lagerrande. Die Gestalt der Früchte ist äußerst variabel. Sehr häufig zeigen sie Risse und Verbiegungen, die ihnen bisweilen recht bizarre Formen geben. Bei einigen

Früchten hat es den Anschein, als ob sie aus mehreren in der Jugend isoliert stehenden Anlagen zusammengeflossen sind. Andere zeigen wieder Risse, die bis zu einer gewissen Tiefe eindringen und das Apothecium zerklüften. Überhaupt besitzen die Früchte bei dieser Spezies eine große Formverschiedenheit und nur selten findet man sie normal entwickelt.

Um nun die Beteiligung der Apothecien an der Zerklüftung und Felderung des Thallus zu beweisen, habe ich wiederum Messungen angestellt. Der Durchschnitt ergibt, daß die Volumenvergrößerung der Früchte durch Wasseraufnahme eine nicht geringe ist und daß die Spannungsdifferenz, welche dadurch hervorgerufen wird, eine wesentliche Größe darstellt. Die Zunahme der Apothecien schwankt zwischen 15—17 % bei dieser Flechte, worüber die nachfolgende Tabelle am besten Aufklärung zu geben vermag.

Apothecien-Messungen bei Haematomma ventosum.

trocken	feucht	Zuwachs in mm	Zuwachs in %
breit 2 mm lang 1 3/4 »	breit 2 1/2 mm lang 2 »	1/2 mm 1/4 »	25 % 14 %
breit 1 1/2 » lang 1 1/2 »	breit 1 3/4 » lang 1 3/4 »	1/4 » 1/4 »	15 % 15 %
breit 3 » lang 3 »	breit 3 1/4 » lang 3 1/2 »	1/4 » 1/2 »	8 % 17 %
breit 3 1/4 » lang 2 1/4 »	breit 3 3/4 » lang 2 1/2 »	1/2 » 1/4 »	16 % 11 %
breit 2 1/2 » lang 2 1/4 »	breit 2 3/4 » lang 2 3/4 »	1/4 » 1/2 »	10 % 22 %
breit 3 » lang 2 1/4 »	breit 3 3/4 » lang 2 3/4 »	3/4 » 1/2 »	24 % 22 %
breit 2 1/4 » lang 2 »	breit 2 3/4 » lang 2 1/2 »	1/2 » 1/2 »	22 % 25 %
breit 2 1/2 » lang 3 »	breit 3 » lang 3 1/2 »	1/2 » 1/2 »	20 % 16 %
breit 3 » lang 2 »	breit 3 1/2 » lang 2 1/4 »	1/2 » 1/4 »	16 % 12 %
breit 3 » lang 3 »	breit 3 1/2 » lang 3 1/2 »	1/2 » 1/2 »	16 % 16 %

Die Thallusmessungen, die ich an größeren abgetrennten Stücken ausgeführt habe, brachten keine wesentlichen Resultate. Der Zuwachs war eine immerhin meßbare Größe; ferner zeigte sich neben der Flächenausdehnung eine starke Wölbung, die analog den festsitzenden Thallusstücken auftrat.

Welches wir nun auch als die erste Ursache der Thallus-Felderung ansehen wollen, eins ist klar, daß sie in nicht unwesentlicher Weise eine Anpassung der Flechte an ihren Standort und die dort herrschenden Witterungsverhältnisse ist, und daß sie als Ersatzmittel für die fehlende Soralbildung anzusehen ist. Auf dem ganzen Thallus zerstreut finden sich die warzenförmigen Pykniden, die gerade Pyknoconidien enthalten.

8. Aspicilia cinerea L.

Das mir zur Verfügung stehende Untersuchungsmaterial habe ich selbst am Arlberg zwischen Pettneu und St. Jakob an einer Steinmauer, welche man als Umzäunung von einer Wiese errichtet hatte, gesammelt. Die Herbarexemplare, die ich ebenfalls eingesehen habe, hatten den Nachteil, daß meistens die Randzonen fehlten, auf die es hauptsächlich bei der Entscheidung der Frage über die Areolierung und das Wachstum des Thallus ankommt. Diese Flechte ist eine der verbreitetsten und allgemeinsten. Sie kommt von der Ebene bis in das Hochgebirge auf Steinen aller Art — außer Kalk — vor, während eine andere Spezies ausschließlich auf Kalk lebt.

Bei mikroskopischer Betrachtung zeigt sich, daß der Thallus in seiner mittleren Partie krustenförmig aufgelöst ist, während er am Rande aus kleinen, fast kaum sichtbaren Lappen gebildet wird. An einigen Stellen erreicht die Kruste eine ansehnliche Dicke, die durch Überwachsungen von mehreren Thallusareolen zustande gekommen ist. Sie ist warzig-gefeldert und weiß-grau gefärbt. Auf den Areolen sitzen die mit einem weißen Lagerrande versehenen Apothecien.

Das Wachstum des Thallus ist bei dieser Spezies ein ausgesprochen marginales. Ich hatte Gelegenheit, kleinere Exemplare zu finden, die mehr einer Blattflechte als einer Lecanoracee glichen. Diese jungen Thalli haben eine rosettenartige Gestalt und wachsen streng zentrifugal. Besonders am Rande kann man dies Wachstum der Kruste und die Entstehungsweise der Areolen sehr gut beobachten. Der Rand selbst besteht aus kleinen Lappen, deren Enden eine dichotome Verzweigung aufweisen und intensiv braunschwarz gefärbt sind. In dieser Zone spielt sich das Wachstum der Kruste ab. Löst man diese peripherische, braunschwarze Zone von dem Substrat ab und untersucht diese Lappen mikroskopisch, so sieht man zunächst, daß die braune Färbung der Lappen von runden, braunen Zellen herrührt, die eng an einander gelagert sind und die in dünnen Hyphen mit grünlichgefärbten, länglichen Zellen ausstrahlen, deren Spitzen mit je einer Scheitelzelle abschließen und wasserhell sind (Fig. 5). Diese dünnwandigen, büschelartig verlaufenden Hyphen stellen die wachstumsfähige Zone dar; durch sie vollzieht sich die Vergrößerung des Thallus an seinem Umfange. Die radiär ausstrahlenden hellgrünen Hyphen enthalten noch keine Algen; erst in den dunkel gefärbten Partien habe ich Gonidien konstatieren können.

Im Gegensatz zu den Rhizocarpeen sind bei dieser Spezies die strahligverlaufenden Hyphen dünnwandig und heller gefärbt und gehen erst allmählich in kurzgliedrige braune über. Einige Millimeter hinter dieser Wachstumszone habe ich die ersten Spuren einer Areolierung feststellen können. Nachdem sich die Areolen abgetrennt haben, vergrößern sie sich nur durch interkalares Wachstum. Die große Familie der Lecanoraceen scheint — soweit ich sie untersucht habe — einen gemeinsamen Modus des Thalluswachstums zu besitzen.

Unsere Art ist sehr leicht von den ähnlich aussehenden Aspicilien durch Anwendung von Kali causticum zu unterscheiden. Befeuchtet man die Kruste mit diesem Reagens, so färbt sie sich sofort gelb und bald intensiv blutrot. Ferner ist die Kruste stumpf, während die meisten der mit ihr zu verwechselnden Arten einen glänzenden Thallus besitzen. Die Früchte sind 1—2 mm groß, anfangs den Thallusareolen eingesenkt, später bisweilen hervortretend. Die Scheibe ist flach, schwarz und mit einem bleibenden, weißlichen Lagerrande versehen.

Die Schlauchschicht besteht aus oben schwach verdickten Paraphysen und keuligen Asci, welche acht wasserhelle, ungeteilte Sporen enthalten. Die Pyknoconidien sind gerade, nadelförmig und sitzen auf einfachen Sterigmen.

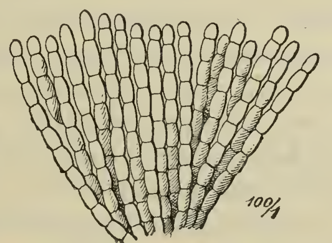


Fig. 5. Randhyphen von *Aspicilia cinerea* (L.) Kbr., die wachsende Zone darstellend.

Was den anatomischen Bau dieser Flechte betrifft, so lassen sich drei Schichten unterscheiden. Die oberste Schicht ist die Rinde, bestehend aus runden, hyalinen Zellen, die ein Plektenchym bilden. Eine bestimmte Anordnung der Zellen in Reihen läßt sich bisweilen konstatieren. Darunter befindet sich die Gonidienzone, die aus einzelnen hellgrünen Gonidien mit derben Membranen besteht. Die Mächtigkeit der Gonidienschicht ist ungefähr die gleiche wie die der Rinde. Hieran schließt sich das Mark, das aus runden, etwas verdickten, fast interstitienlos angeordneten Zellen zusammengesetzt ist, mit denen die Thallusareolen dem Substrat aufsitzen. Eine besondere untere Rinde ist nicht entwickelt.

Auch hier tritt an uns die Frage heran, welches Gebilde als ein »Thallus« und welches als ein »Flechtenindividuum« zu bezeichnen ist. Sofern man aber die Entstehungsweise und das Wachstum eines solchen Thallus verfolgt, ergibt sich, daß beide Begriffe in diesem Falle identisch sind. Der Thallus stellt ein Flechtenindividuum dar, das in seinem Zentrum areoliert ist, an seiner Peripherie gelappt erscheint und ein zentrifugales Wachstum hat. Die Wachstumsverhältnisse geben uns immer eine Handhabe bei der Beurteilung und Entscheidung dieser Frage. Die Areolierung erfolgt auch bei dieser Flechte vom Rande her. Es wäre nach meiner Auffassung un-

richtig, bei *Aspicilia cinerera* von »Einzel-Thalli« zu reden, welche die Kruste zusammensetzen, da die Areolenbildung von einer ursprünglich einheitlich zentrifugal wachsenden Zone ausgeht.

Den Zweck, den die Flechte mit dieser Areolierung zu erreichen sucht, ist ein zwiefacher. Erstens vergrößert sie durch die Areolenbildung ihre Assimilationsfläche, und zweitens ist ihr eine Möglichkeit gegeben, sich vermittelst dieser Thallusareolen vegetativ zu verbreiten und zu vermehren. Die Thallusfragmente ersetzen also auch hier die fehlende Soralbildung. Daneben findet auch eine Fortpflanzung durch Sporen statt.

9. **Lecidella armeniaca** (DC.) Fr.

Die Kruste ist weinsteinartig, dick, uneben, aus leicht gewölbten Areolen zusammengesetzt, gelblich-weiß oder weiß-bräunlich. Die Größe der Felder variiert zwischen 2 und 8 mm, frisch stets weißlich. Im Herbar färbt sich die Kruste bald hellrot, später dunkelrotbraun, welche Farbenveränderung auf den Gehalt des Thallus an Erythrin zurückzuführen ist.

Leider stand mir von obiger Flechte nur Herbarmaterial zur Verfügung. Die Exemplare, die aus der Exsikkaten-Sammlung von Arnold stammten und in der Nähe von Paneveggio bei 2520 m gesammelt waren, zeigen sowohl wie diejenigen von Laurer gesammelten einen fast kreisrunden, schwarzberandeten Thallus und wachsen isoliert auf dem Gestein. Gerade auf das isolierte Wachstum kommt es auch bei unserer Flechte an, weil durch das Zusammentreffen mit anderen Flechten die Randzone in ihrem Wachstum gestört wird und infolgedessen verkümmert oder sonstige Deformationen erleidet.

Die Areolierung beginnt in unmittelbarer Nähe des schwarzen Randes, der aus dunkelblauen, kurzgliedrigen Hyphen besteht. Die Größe der Areolen nimmt vom Rande nach dem Innern des Thallus hin zu; ebenfalls die Zahl der Apothecien, von denen sich die ersten auf einem zur Peripherie konzentrischen Kreise befinden. Die von mir untersuchten Exemplare erwecken den Eindruck eines einheitlich entstandenen Thallus. Der schwarze Saum, der den Thallus an seiner Peripherie umgrenzt, ist in erster Linie dazu bestimmt, den Thallus zu vergrößern und auszubreiten. Derselbe wächst zentrifugal; auf dieser schwarzen Unterlage schiebt sich der Thallus als Ganzes vor. Zukal bezeichnet die schwarz erscheinende Zone als »myceliaren Rand« und sagt, »daß aus diesen Randhyphen fortwährend neue Thallusanlagen entstehen.« Wie die Gonidien von den Randhyphen selbst in die Randzone transportiert werden, darüber weiß man vorläufig nichts Sicheres.

Der Thallus stellt also ein an seiner Peripherie stetig fortwachsendes Gebilde dar, das nach dem Innern zu Areolen entstehen läßt. Die entstandenen Areolen sind anfangs klein, wachsen aber durch interkalares Wachstum zu einer ansehnlichen Größe heran.

Der Begriff »Thallus« ist demjenigen von »Individuum« vollkommen identisch. Das mikroskopische Bild eines Thallusquerschnittes von *Lecidella armeniaca* ist folgendes. Zuoberst ist eine homogene Schicht, die den Thallus wie mit einer Cuticula überdeckt, deutlich erkennbar. Man bezeichnet sie als äußere Rinde; sie läßt keinerlei Differenzierung mehr erkennen und ist tot. Darunter befindet sich die innere, lebende Rinde, bestehend aus eng verflochtenen Hyphen. Dann folgt die Gonidienzone, in der die grünen Algenzellen reihenweise angeordnet liegen. Der Thallus wird nach unten durch die Markschicht abgeschlossen, die ein lockeres Hyphengeflecht darstellt; die Hyphenzellen sind länglich und dünnwandig. Einen bestimmten Verlauf halten die Hyphen nicht inne.

Die Apothecien sind dem Thallus angedrückt, liegen anfangs im Niveau der Kruste, erst später wölben sich die Scheiben vor. Ihre durchschnittliche Größe ist 1—3 mm, oft zeigen die Apothecien verschiedenartige Deformationen. Ihr Schlauchboden ist farblos oder hellgelblich. Die Schlauchschicht besteht aus stark verschleimten, oben grünlich-braunen Paraphysen und keuligen, 8-sporigen Schläuchen. Jod färbt die Schlauchschicht intensiv blau.

Feuchtet man die Kruste an, so verschwinden sämtliche Risse, die Areolen treten zusammen und stellen einen einheitlichen Thallus dar. Beim Austrocknen treten die Risse allmählich wieder auf. Durch die Areolenbildung wird das Gefüge des Thallus in hohem Grade gelockert und man findet in der Natur sehr oft Exemplare, wo ganze Areolengruppen ausgebrochen sind. In der Areolierung hat also auch diese Flechte ein weiteres Verbreitungsmittel entwickelt, das unter den denkbar ungünstigsten Verhältnissen der Vermehrung und Erhaltung der Flechte Gewähr leistet und als ein Ersatzmittel für die fehlende Soralbildung zu betrachten ist. Pyknoconidien habe ich auf den Thallusareolen nicht beobachten können.

10. **Lecidea albocoerulescens** (Wulf.) Schaer.

Das Untersuchungsmaterial habe ich in der Nähe der Bernina-Häuser (2280 m) gesammelt, wo die *Lecidea albocoerulescens* ansehnliche Krusten bildet. Die Flechte ist ziemlich verbreitet in der Berg- und Hochgebirgsregion, wo sie an Urgestein, seltener Sandstein, in schön entwickelten Thalli vorkommt. Sie ist mithin eine typische Kieselflechte. Durch den eigentümlichen Fettglanz der Kruste ist sie fast immer sicher zu erkennen. Der Thallus ist ergossen, fettglänzend, schmutzig-weiß von zahlreichen Rissen durchzogen, die ihm sein gefeldertes Aussehen geben. Die Risse sind äußerst unregelmäßig, sowohl im Verlauf und Richtung als auch an Länge und Breite.

Das anatomische Bild des Thallus ist folgendes. Die Rinde stellt ein dichtes Flechtwerk von Hyphen dar, das als ungefähr gleich starke Schicht

den Thallus nach oben hin begrenzt. Daran schließt sich die Gonidienzone, bestehend aus freudig-grünen Algen, die mehr oder weniger eine zusammenhängende Schicht bilden. Dann folgt das Mark, das aus locker-verflochtenen, keine bestimmte Richtung verfolgenden Hyphen zusammengesetzt ist und den Thallus nach unten abschließt. Einen sog. Hypothallus habe ich nicht auffinden können. Die Flechte sitzt mithin mit der Markschicht dem Gestein auf.

Was nun die Entstehung der Felderung der Kruste betrifft, so haben wir zunächst einen ergossenen, einheitlichen Thallus, der keine Spur von Sprüngen oder Rissen zeigt. Erst allmählich entstehen in einer Entfernung von der wachstumsfähigen Zone kleine Furchen, die sich nach und nach erweitern und zu den bisweilen recht ansehnlichen Rissen werden. Leider standen mir keine ganz jugendlichen Thalli mit gut entwickelter Randzone zur Verfügung, an denen man die sekundäre Felderung in ihrem Anfangsstadium hätte verfolgen können. Die breiteren Risse zeigen eine ausgesprochene Berindung, die an denselben bis zu einer gewissen Tiefe herabläuft und auf diese Weise die so entstandenen Thallusareolen vor äußeren Schädigungen zu schützen sucht. Ebenfalls ziehen sich die Gonidien in den Rissen herab, so tief, als die Algen noch das zu ihrer Assimilationstätigkeit notwendige Licht erhalten.

Bisweilen kommt es vor, daß an den so entstandenen Thallusareolen noch kleinere Risse auftreten, die vorläufig nicht bis zur gegenüberliegenden Seite der Areolen verlaufen, sondern blind in dem Feld endigen. Als Ursache für alle die Rißbildungen sind wahrscheinlich interkalare Wachstumserscheinungen, verbunden mit Spannungsdifferenzen, anzusehen, weil die Felderung erst in einem gewissen Stadium der Thallusentwicklung stattfindet. Sobald die Kruste eine gewisse Dicke erreicht hat, treten die ersten Spuren der Areolierung auf. Sicherlich tragen neben den erwähnten inneren Wachstumsvorgängen die extremen Witterungsverhältnisse, unter denen die Flechten im Hochgebirge wachsen, nicht unwesentlich zu der Weiterausbildung der Areolen des Thallus bei. Die Größe der Felder ist durchschnittlich die gleiche, die Breite der Risse nimmt von dem Rande nach den mittleren Partien des Thallus hin zu (Fig. 6). Der Thallus von *Lecidea albocoerulescens* besteht aus einer großen Anzahl von Areolen, die durch Rißbildung des ursprünglich einheitlich-gestalteten Thallus entstanden sind. Es deckt sich somit der Begriff »Thallus« mit »Kruste« und »Flechtenindividuum«. Aber nicht nur der Thallus zeigt eine Rißbildung, sondern auch die Apothecien nehmen an der Erscheinung Anteil. Auf dem Thallus findet sich meistens eine größere Anzahl von Apothecien dicht neben einander. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist eine solche Apotheciengruppe aus einer Anlage entstanden. Es hat sich zunächst ein Apothecium entwickelt, das durch innere Wachstumsvorgänge aufgerissen ist und sich in mehrere gespalten hat. Bisweilen läßt sich eine in Reihen angeordnete Gruppierung

der Apothecien feststellen; einen stichhaltigen Grund hierfür habe ich bis jetzt nicht finden können. Die Früchte sind dem Thallus angedrückt und besitzen eine flache, bläulich-bereifte Scheibe und einen fast verschwindenden Rand. Ihre Größe variiert zwischen 1 und 2 mm. Die Schlauchschicht besteht aus verschleimten, oben grünlich-braun gefärbten Paraphysen und keulig aufgetriebenen Asci, die acht ellipsoidische Sporen enthalten. Durch die Felderung des Thallus sowohl wie die der Apothecien ist die Flechte zu einer leichten und intensiven Verbreitung auf vegetative und fruktikative Weise befähigt. Durch die stattgefundene Felderung des Thallus ist der Zusammenhang der Flechte in hohem Maße erschüttert, und es bedarf nur eines geringfügigen Anstoßes, so bröckeln einzelne Thallusfelder aus der Kruste. Eine solche ausgebrochene Thallusareole besitzt die Möglichkeit, einem neuen Individuum den Ursprung zu geben.

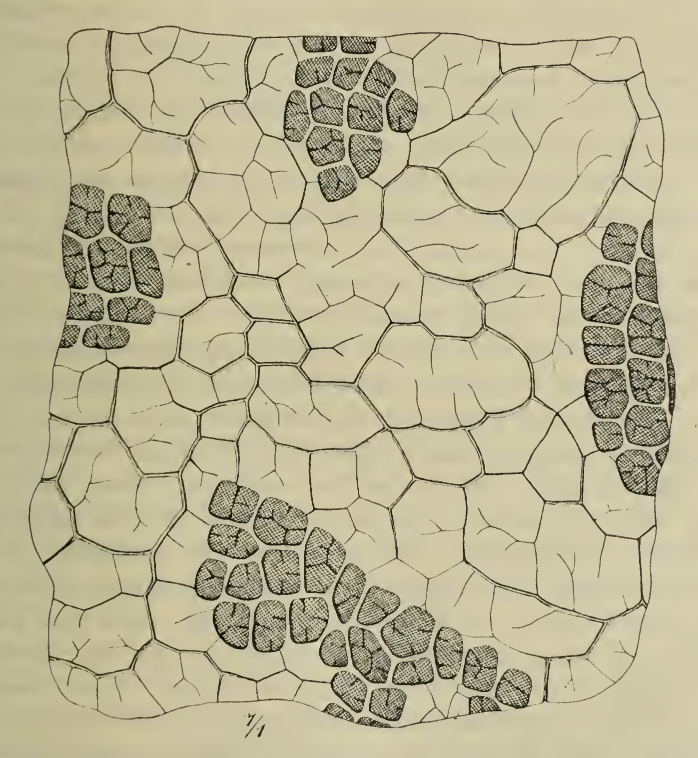


Fig. 6. Habitusbild von *Lecidea albocoerulescens* (Wulf.) Schaer., die Areolierung des Thallus zeigend.

Zum Schluß sei hier noch eine Angabe von Stein mitgeteilt, die vielleicht von Interesse ist und in Beziehung hierzu steht. Stein sagt, »daß die Schläuche meist schlecht entwickelte Sporen enthalten«. Auch ich habe nur sehr wenige Sporen entwickelt gefunden. Man könnte daraus schließen, daß die Verbreitung der Flechte nur selten auf dem generativen Wege statt-

findet; die Flechte sich mithin in der Thallusfelderung einen Ersatz geschaffen hat.

Pyknoconidien habe ich nicht gefunden, ebenso findet eine Vermehrung der Flechte durch Soredien nicht statt.

11. Lecidea crustulata (Ach.) Körb.

Die Kruste von *Lecidea crustulata* ist meistens sehr dünn, ergossen, bisweilen zerstreut areoliert oder schwach warzig. Die Farbe variiert zwischen aschgrau und gelblichgrau. Die Flechte ist makroskopisch an den kleinen, sitzenden, kreisrunden, glänzend berandeten Apothecien auf einem dünnen zusammenhängenden, leicht obliterierenden Thallus ziemlich sicher zu erkennen. Sie bevorzugt als Standort umherliegende Steinchen aller Art — außer Kalk und ist von der Ebene bis in das Hochgebirge verbreitet. Die Flechte bildet schwarze Begrenzungssaume sowohl, wenn sie mit Exemplaren derselben Spezies, als auch, wenn sie mit Thalli anderer Lecideen, z. B. *Lecidea platycarpa* zusammentrifft. Jeder Thallus grenzt sich durch eine schwarze Linie gegen den anderen ab und es entsteht auf diese Weise ein landkartenähnliches Bild. Ich habe versucht die Entstehungsweise und den inneren Bau des schwarzen, erhabenen Walles, der beim Zusammentreffen zweier gleichartiger Lecideen sich bildet, klarzulegen. Leider ist dies mir vorläufig ebensowenig wie Bitter geglückt. Bei der Untersuchung des schwarzen Saumes stößt man auf ziemliche Schwierigkeiten. Man kann nur eine dichtere Verflechtung der Hyphenenden konstatieren; sonst war an weiteren Einzelheiten mit dem Mikroskop nichts zu sehen. Die meisten Exemplare, die ich selbst gesammelt oder im Berliner Herbarium eingesehen habe, zeigen einen derartigen Wuchs und waren immer vergesellschaftet. Mir lag es aber vornehmlich daran, ein Exemplar zu finden, das ganz isoliert wuchs und das daher den Rand ungestört entwickeln konnte. Dies glückte mir auch. Hier war die Kruste von einem schmalen, schwarzen Rande umgeben, der aus kurzgliedrigen, blauschwarzen Hyphen gebildet wurde, die dendritisch ausstrahlten. Nach dem Innern zu konnte man die schwarzen Hyphen verfolgen, wo sie den Hypothallus bildeten. Direkt hinter dem Rand entstehen die mit Algen bevölkerten Thallusareolen, die durch interkalares Wachstum an Größe nach der Mitte hin zunehmen. Die Risse treten bei dieser Flechte infolge der dünnen Kruste nicht sehr stark hervor. Bei Lupenbetrachtung sieht man aber ganz deutlich, daß der Thallus ungleich areoliert ist. Der Thallus stellt also hier ein einheitlich-wachsendes, sich zentrifugal ausbreitendes Gebilde dar, das nach dem Innern zu sich in Areolen auflöst. Es deckt sich mithin der Begriff »Thallus« mit »Flechtenindividuum« vollständig.

Die Areolierung ist aber nur an Exemplaren der Spezies zu beobachten, die eine stärkere Kruste entwickelt haben; meistens ist der Thallus sehr

dünn, ergossen und zeigt nicht die geringste Spur von Felderung. Daraus geht hervor, daß die Felderung von der jeweiligen Stärke des Thallus abhängig ist. Dieser Befund ist für mich insofern wichtig, als er zeigt, daß die Flechte gewöhnlich eine einheitlich gestaltete Kruste entwickelt, die zentrifugal wächst und die je nach den äußeren Bedingungen dünner oder stärker sich entwickelt.

In einer gewissen Entfernung vom Rande sitzen die ersten Apothecien, deren Zahl und Größe nach dem Innern hin zunimmt. Ferner spricht auch die Entstehungsweise der Apothecien, die nicht in der schwarzen Hyphenunterlage ihren Ursprung nehmen, für meine Auffassung und Definition des Begriffes »Thallus«. Es bedarf eben noch eingehender Studien und besonders genauerer Beobachtungen in der Natur, um diese Frage vollkommen zu klären.

Bei den meisten Exemplaren fand ich nur einen sehr dünnen Thallus in Gestalt eines bläulichen Überzuges. Leider war es mir unmöglich, Querschnitte durch diese minimale Schicht herzustellen; so versuchte ich dann durch Aufweichen und Abheben mit der Nadel mich über die anatomischen Verhältnisse des Thallus zu orientieren. Ich fand den Thallus aus grünen Gonidiengruppen bestehend, umsponnen von farblosen Hyphen. Über die Dicke der Rinde und den Verlauf der Hyphen in den einzelnen Schichten kann ich nichts Bestimmtes sagen.

Dieser ergossenen Schicht sitzen die Apothecien auf, die infolge der geringen Entwicklung des Thallus stark hervortreten. Die Größe der Apothecien variiert zwischen 0,4—2 mm. Die Schlauchschicht besteht aus dünnen, gelatinös-verleimten, oben grünlich-braun gefärbten Paraphysen und dickbauchigen Asci. Jeder Ascus enthält acht ellipsoidische Sporen.

Sodann stand mir noch Material, das Herr Sandstede gesammelt und das er als f. *macrospora* Kbr. (= *meiospora* Nyl.) bestimmt hatte, zur Verfügung. Der Habitus dieser Form ist ein ganz anderer als der des Typus. Die Kruste ist grau, zerstreut-warzig, dick und gefeldert. Die Apothecien zeigen die nämlichen Verhältnisse. Besonders der Unterschied in der Dicke der Kruste zwischen der Form und dem Typus ist auffallend. Während *Lecidea crustulata* fast keinen oder nur einen sehr schwach entwickelten Thallus zeigte, besitzt die Form eine ansehnliche Kruste. Die Rinde ist dünn und besteht aus einem dichten Hyphengeflecht. Darunter liegt die Gonidienzone, die von grünen, kräftig-entwickelten Algenzellen gebildet wird. Das Mark zeigt eine beträchtliche Stärke und setzt sich aus farblosen, dicht verflochtenen Hyphen zusammen.

Aus den eben ausgeführten Darlegungen geht hervor, daß die Entwicklung der Kruste selbst bei einer Spezies sehr variabel ist und wahrscheinlich von verschiedenen Faktoren abhängt. Man sollte meinen, daß zwei so nahe stehende Formen einen gemeinsamen Modus der Krustenentwicklung hätten; dies ist aber, soweit ich die Sache beurteilen kann,

nicht der Fall. Vielleicht greifen bei der Krustenentwicklung Verhältnisse ein, die ich vor der Hand noch nicht kenne. Dies eine steht fest, daß die Areolierung mit der Dicke der Kruste proportional fortschreitet.

Bei dem Typus, der meistens keinen gefelderten Thallus, sondern nur eine ganz schwache thallinische Schicht besitzt, geschieht die Verbreitung der Flechte nur durch Sporen; während bei der f. *macrospora* Kbr., die eine höhere Entwicklung der Kruste zeigt und infolgedessen auch einen areolierten Thallus besitzt, die Areolierung als ein Verbreitungsmittel der Flechte anzusehen ist. In der starken Entwicklung der Kruste und der damit verbundenen Areolenbildung hat sich die Form *macrospora* Kbr. nicht nur ein Mittel zu ihrer vegetativen Verbreitung geschaffen, sondern dieselbe beweist auch, daß die Form *macrospora* Kbr. auf einer höheren Entwicklungsstufe steht als der Typus.

12. Lecidea confluens Fr.

Die Kruste der *Lecidea confluens* ist dick, weinsteinartig, wulstig-uneben, stark gefeldert. Daneben findet man auch Exemplare, bei denen die Kruste fast kaum entwickelt ist. Die Felder sind 0,3—4 mm groß und sind in dem oberen Teile berindet. Die Farbe des Thallus ist matt blaugrau oder weißgrau, welcher Unterschied auf die Verschiedenheit der Standorte gewiß zurückzuführen ist. Die Früchte sind dem Thallus angedrückt, mit nackter, tiefschwarzer, gewölbter Scheibe. Wie der Name angibt, findet häufig ein Zusammenfließen der Früchte statt. Die Größe der Früchte variiert zwischen 1—5 mm. Das Gehäuse und der Schlauchboden ist braun-schwarz gefärbt. Die Schlauchschicht besteht aus oben grünlich-braun gefärbten Paraphysen und schmalkeuligen Asci, die nur selten entwickelte Sporen enthalten.

Die Pykniden besetzen in großer Zahl den Thallus, sind ellipsoidisch geformt und enthalten stäbchenförmige, leicht gekrümmte Pyknoconidien. Selbst weißliche Sorale sind bisweilen auf dem Thallus anzutreffen.

Ein Querschnitt durch eine Thallusareole klärt uns über die anatomischen Verhältnisse der Flechte auf. Auffallend ist bei der Spezies die starke Entwicklung der Markschicht gegenüber den anderen Schichten. Gerade bei den von mir zuerst untersuchten Exemplaren, die zum Teil aus dem Riesengebirge, zum Teil aus der Schweiz stammten, besitzt der Thallus eine ansehnliche Stärke. Das Mark ist sehr luftreich und besteht aus fast runden, kurzgliedrigen Hyphen, die wirr durcheinander verlaufen und mit Jod behandelt eine intensivblaue Färbung annehmen. Gegen die Gonidienzone nehmen die Hyphen eine etwas bestimmtere Richtung an; sie laufen fast parallel nebeneinander. Die Gonidienzone selbst stellt ein schmales grünes Band aus freudig-grünen Algenzellen dar, über die sich zunächst die innere Rinde als oberer Abschluß legt, gebildet aus eng verflochtenen,

parallel verlaufenden, kurzgliedrigen Hyphen. Neben der inneren Rinde findet man noch eine äußere, die eine homogene, abgestorbene Schicht darstellt und in der keine Hyphen mehr zu konstatieren sind. Bisweilen hat die äußere Rinde eine bräunliche Färbung, die sich, wie man an Querschnitten durch Thallusareolen beobachten kann, an dem Rande bis zu einer gewissen Tiefe der Areole herabzieht. Eine untere Rindenschicht habe ich nicht entwickelt gefunden. Die braune Schicht ist meines Erachtens erst in der Zeit entstanden, wo die Areole sich gebildet hat. Durch die nachträglich entstandene Schicht sucht die Flechte die Areolen gegen Austrocknung und sonstige schädigende Einwirkungen abzuschließen. Aus dem Befunde geht weiter hervor, daß die Areolierung des Thallus eine sekundäre Erscheinung ist und daß dieselbe erst nachträglich auftritt. Bei den ersten Anfängen sieht man, daß die Rißbildung von der Rinde ausgehend bis in das Mark fortschreitet, und daß die jungen Risse meist als kleine Einkerbungen auf Querschnitten durch eine Thallusareole hervortreten. Die Linien, welche die einzelnen Felder trennen, verlaufen nicht gerade, sondern im Zick-zack. Ebenfalls ist die Größe der Felder keine konstante. Man findet große Areolen mit kleinen untermischt. Die Breite der Risse variiert gleichfalls. Die ältesten sind auch die breitesten, während die ganz jungen eine fast kaum wahrnehmbare Breite besitzen und sich als schwarze, ganz feine Linien präsentieren. Durch Anfeuchten der Kruste kann man die Rißlinien zum Verschwinden bringen und der Thallus stellt dann eine einheitliche Fläche dar. Bei den von mir bei St. Christoph am Arlberg gesammelten Exemplaren zeigte der Thallus eine enorme Flächenentwicklung. Dort bildet die Flechte einen wichtigen Bestand der Flechtenformation und fällt durch die großen, grauen Flecke auf den Felsen dem Beschauer sofort in das Auge. Ich habe solche von 300 qcm gemessen. Die Exemplare zeigen einen deutlich lappig effigurierten Rand, hinter dem die ersten Areolen entstehen. Ferner haben die vom Arlberg stammenden Exemplare eine besonders stark entwickelte Markschicht. Ob hierin eine Anpassung der Flechte an den Standort und die Witterungsverhältnisse zu sehen ist, kann ich vorläufig nicht entscheiden. Dem gegenüber habe ich im Riesengebirge Exemplare gesammelt, die fast keinen oder einen nur sehr schwach entwickelten Thallus zeigen und bei denen keine Areolierung zu beobachten ist. Daraus geht hervor, daß die Areolierung des Thallus auch bei dieser Flechte von der Dicke der Kruste abhängig ist, und daß nur die Exemplare, bei denen eine Felderung des Thallus vorhanden ist, die Möglichkeit haben, sich durch Thallusfragmente vegetativ fortzupflanzen und zu verbreiten, während den anderen ohne entwickelten Thallus nur die Sporen als Verbreitungsmittel dienen können.

Sehr selten finden sich auch auf dem Thallus der Flechte sorediöse Bildungen, die wahrscheinlich auch als ein Verbreitungsmittel in einigen Fällen angesehen werden können. Gewöhnlich schreitet die Flechte nicht

zur Soredienbildung; wenn sie es tut, ist das Entstehen der Sorale lediglich durch den feuchten Standort bedingt. Meistens kommt die *Lecidea confluens* an sonnigen Stellen im Gebirge und Hochgebirge vor, wo sie durch ihre grauen Krusten hervortritt. Sie ist eine echte Kieselflechte. Sehr häufig findet man im Hochgebirge von der Flechte eine f. *oxydata*, deren Kruste durch eingelagerten Eisenocker rostgelb gefärbt ist und welche die gleiche Areolierung des Thallus wie der Typus zeigt.

13. Catocarpus badioater Flke.

Mit *Catocarpus badioater* und den folgenden Spezies von Rhizocarpon gelangen wir zu der zweiten Gruppe von Flechten, die ich auf die Entstehungsweise und das Wachstum des Thallus untersucht habe. Betreffs der Areolenbildung und der damit verbundenen Thallusbildung steht diese zweite Gruppe im schroffen Gegensatz zu der ersteren, welche die Familien der Lecanoraceen und Lecideaceen umfaßte.

Catocarpus badioater besitzt eine weinsteinartige, rissig-gefelderte oder warzige Kruste, die betreffs ihrer Farbe in allen aus hellgrau oder rotbraun sich ergebenden Nuancen variiert. Die Felderchen sind entweder zu einer gedrängten Kruste vereinigt oder es kommen auch ganz zerstreut gefelderte Exemplare vor, die zwischen den einzelnen Thallusfeldern den schwarzen Protothallus durchschauen lassen. Leider habe ich von dieser Flechte nur Herbarmaterial zur Untersuchung heranziehen können, welches, wie so oft, wenn es auf ganz spezielle Fragen ankommt — im Stich läßt. Nur ganz wenige Exemplare besaßen einen gut entwickelten Rand. Auf den ersten Blick zeigt sich, daß wir es mit einer Flechte zu tun haben, die denselben Wachstumsmodus wie die ihr nahestehende größere Gattung Rhizocarpon besitzt.

Der Thallus besteht aus kleinen, warzenförmigen Erhöhungen, welche dem schwarzen Protothallus aufsitzen und welche vom Rande nach der Mitte an Größe zunehmen und so allmählich eine geschlossene Kruste bilden. Der Protothallus umgibt den Mutterthallus mit einem schwarzen Saume, der dendritisch ausstrahlt. Er besteht aus dunkelblauen, kurzgliedrigen Hyphen, die sich fest dem Substrat anschmiegen und algenfrei sind. Erst in einiger Entfernung von der äußersten Peripherie treten die ersten Algengruppen auf, welche anfangs noch unsichtbar durch die schwarze Rinde, erst später zum Durchbruch gelangen und allmählich die schwarze Rindenschicht, die sie anfangs schützend bedeckte, abstoßen und als rotbraune Warzen zutage treten. Jede entstandene Thallusareole besitzt die Fähigkeit, ihren Umfang durch nachträgliches interkalares Wachstum zu vergrößern. Auf diese Weise rücken die anfangs isoliert auftretenden Areolen aneinander und bilden eine geschlossene Kruste. Dazu kommt ferner der Umstand, daß auch zwischen den schon vorhandenen Areolen auf dem

Protothallus neue Thallusanlagen entstehen, welche die noch vorhandenen Lücken ausfüllen. Die einzelnen Areolen besitzen braune Begrenzungssäume, bestehend aus kurzgliedrigen Hyphen, die sich unter jeder Thallusareole hinziehen und den Hypothallus bilden. Er dient den Areolen gewissermaßen als ein Polster, dem sie aufsitzen. Von einigen Autoren ist diese braune Hyphenschicht als untere Rinde bezeichnet worden. Gegen diese Bezeichnung ist aber einzuwenden, daß bei den Krustenflechten von einer unteren Rinde keineswegs die Rede sein kann und gerade das Fehlen derselben als Charakteristikum für die Krustenflechten herangezogen wird. Diese unter den Areolen sich wie ein Rasen hinziehende Unterlage stellt weiter nichts dar als die Reste des ehemaligen sterilen, ursprünglich allein vorhandenen Protothallus. Bei dieser Flechte ist die Definition des Begriffes »Thallus« insofern eine andere, als erst durch das Zusammentreten vieler unter sich gleichartiger Elemente — der Thallusareolen — ein Thallus zustande kommt, der dann befähigt ist, Apothecien zu erzeugen. Als »Thallus« oder besser »Gesamtthallus« bezeichnet man bei dieser Flechte ein Konglomerat vieler Thallusareolen oder Einzelthalli, welche dieselbe Entstehungsweise und die gleichen anatomischen Verhältnisse haben. Als Fundament für den Aufbau der Areolen dient bei dieser Flechte der Protothallus, der sich aus der keimenden Spore entwickelt hat und mit Algen in Berührung gekommen zur Bildung der kleinen Thallusareolen geschritten ist. Durch den gegenseitigen Druck nehmen die anfangs runden Einzelthalli meist die Form eines unregelmäßigen Polygons an. Nur selten hat man Gelegenheit eine ganz junge isoliert wachsende Thallusanlage zu beobachten, da durch Berührung mit anderen Flechtenthalli meistens der dendritisch sich verzweigende Protothallus in der Entwicklung gehemmt wird. Auf diesen Punkt werde ich bei der Besprechung von *Rhizocarpon geographicum* zurückkommen und denselben genauer zu präzisieren suchen.

Sodann fand ich im Berliner Flechten-Herbar ein Exemplar ebenfalls von Laurer gesammelt unter dem Namen: *Lecidea confervoides* var. *glaucescens* Naeg. Bei diesem Exemplar besteht der Thallus aus einem ergossenen, schwarzen Überzug, auf dem zahlreiche, kleine, weiße Punkte sitzen, die sich bei näherer mikroskopischer Untersuchung als junge Areolen erweisen. Der vorwiegende Bestandteil der Flechte ist nicht der Thallus im eigentlichen Sinne, sondern der sterile, blauschwarze Protothallus. Vielleicht ist diese Form nicht aufrecht zu erhalten und nur als ein Jugendstadium des Typus anzusehen. Aber durch die abnorme Entwicklung des Protothallus hat sich Naegeli veranlaßt gesehen, dieses Exemplar als eine besondere Form abzutrennen. Sehr wahrscheinlich ist dieses Exemplar unter ganz besonderen äußeren Verhältnissen erwachsen; daher die hohe Entwicklung des Protothallus.

Die Apothecien sind der Kruste eingesenkt und haben eine flache, schwarze Scheibe mit dünnem, schwarzem Rande. Der Schlauchboden ist

braunschwarz. Die Paraphysen sind eng verleimt, und die bauchigen Schläuche enthalten acht große, hyaline, sohlenförmige von einem Schleimhof umgebene Sporen.

Wir müssen bei dieser und den folgenden Rhizocarpeen streng zwischen einer primären und einer sekundären Areolierung unterscheiden. Unter »primärer Areolierung« verstehe ich das Entstehen der Thallusareolen auf dem Protothallus, die durch späteres Zusammentreten die Gesamtkruste bilden. Späterhin tritt eine sekundäre Areolierung des Thallus bei dieser Flechtengruppe auf; diese ist aber nicht mit der Felderung der ersten Gruppe zu vergleichen und daher auch nicht als Ersatz für die Soralbildung anzusehen. Die Kruste oder besser der Gesamtthallus stellt hier eine Mehrheit von vielen, morphologisch gleichwertigen Einzelthalli dar. Welchen Zweck die sekundär auftretende Felderung des Thallus bei den Rhizocarpeen zu erfüllen hat, ist vorläufig noch nicht bestimmt festzustellen. Als Ersatzmittel für die Soralbildung ist sie sicher nicht aufzufassen. Auch Soredien finden sich bei *Catocarpus* nie vor. Mithin steht der Flechte nur eine Vermehrung und Verbreitung durch Sporen zu Gebote.

14. Rhizocarpon geographicum L.

Von *Rhizocarpon geographicum* L. habe ich in der Schweiz besonders schöne Exemplare gesammelt, die uns über die Areolenbildung und die Entstehung der Gesamtkruste, sowie über die sekundär auftretende Felderung der primären Einzelthalli Aufschluß geben. Schon bei makroskopischer Betrachtung sieht man, daß der Flechtenthallus aus kleineren und größeren Thallusareolen von grünlichgelber Farbe besteht, die auf einem schwarzen Untergrund sitzen. Derselbe besteht aus kurzgliederigen Hyphen, die am Rande konfervenartig ausstrahlend mit ihren äußersten Enden auf dem Gestein nach Algen suchen.

Diese Beobachtungen wurden teils mit dem Simplex, teils mit dem Mikroskop ausgeführt. Zur mikroskopischen Untersuchung habe ich ganz dünne Plättchen von dem Gestein — es war Glimmerschiefer — abgespalten. Durch diese Präparationsmethode wurde es mir ermöglicht, die dendritisch ausstrahlenden Randhyphen in ihrer Lagerung ungestört untersuchen zu können. Die Zellen der Randhyphen sind wie diejenigen des übrigen Protothallus blauschwarz, kurzgliedrig und besitzen ein unbegrenztes Scheitelwachstum (Fig. 7). Die blauschwarze Färbung rührt von der Einlagerung von Flechtensäuren in die Membranen der Zellen her, welche die Hyphen vor äußeren Schädigungen bewahren sollen. Die Scheitelzelle jeder wachsenden Pilzhyphe ist etwas heller gefärbt und kugelig geformt. Über den Begriff »Protothallus« herrscht in der Lichenologie eine ziemliche Unklarheit und damit verbunden ein häufiger Mißbrauch. Meistens hat man ihn zu umfassend gebraucht. SCHWENDERER war der erste, der näher auf

die Natur und das Vorkommen des sog. »Protothallus« einging und ihn einer eingehenden Untersuchung unterzog. Über diesen Punkt werde ich in einem der folgenden Kapitel eine ausführlichere und eingehendere Darlegung bringen.

Nach meinen Untersuchungen bei *Rhizocarpon geographicum* L. kann die Thallusbildung auf zweierlei Weise stattfinden. In dem einen Falle stellt eine keimende Spore den Ausgangspunkt für den Thallus dar; in dem anderen Falle haben wir bereits einen vollständig entwickelten Flechtenthallus, umgeben von einem schwarzen, dendritisch verzweigten Hyphengeflecht, in dem von dem Inneren aus die Gonidien nach der Randzone vorgeschoben werden.

Bei dem ersten Falle finden wir eine keimende Flechtenspore vor uns, die ein feines, durch nachträgliche Einlagerungen von Flechtensäuren schwarz gefärbtes, viel verzweigtes Mycel entwickelt, das auf dem Substrat umherkriechend nach Algen sucht. Leider habe ich während meiner Untersuchungen niemals Gelegenheit gehabt, eine in Keimung begriffene Spore aufzufinden, während ganz kleine, noch keine gelben Areolen zeigenden Protothalli häufig auf dem Substrat waren. Diese Gebilde stellten ein Gewirr von blauschwarzen, kurzgliederigen Hyphen dar, die noch keine Algen erfaßt hatten. Sobald aber die Hyphen mehrere Millimeter gewachsen waren, konnte ich die ersten Algenhäufchen feststellen, an die sich die Hyphen angelegt hatten und die dann in reger Teilung begriffen waren. Dieselbe Tatsache haben Schwendener und Bachmann vor mir konstatiert. In dem Stadium, wo die Algenzellen von den Pilzhyphen erfaßt werden, ist noch keine Areole sichtbar, weil die schwarzen Hyphen zunächst noch als Deckhyphen fungieren. Die Areole wird erst dann sichtbar, wenn durch die vermehrte Zahl der Algen die schwarze Schicht, die als »primäre Rinde« dient, resorbiert wird. Bisweilen findet man noch Reste der schwarzen, primären Rinde auf den Areolen hängen. Die später gebildete Rinde ist leicht kenntlich an der Ablagerung jenes grüngelben Farbstoffes, der die intensive Färbung der *Rhizocarpon*-Areolen hervorruft. Die kleinsten Thallusareolen, die ich gemessen habe und die noch dem Auge als gelbe Punkte erscheinen, haben einen Durchmesser von 30—40 μ (Fig. 8). Leider kann ich über die Wachstumsintensität dieser Thallusareolen aus eigener Erfahrung nichts Genaueres angeben; nach den bisher vorliegenden Mitteilungen und Beobachtungen über die Wachstumsintensität einiger Flechten zu urteilen, vergehen gewiß bei *Rhizocarpon* mehrere Jahre, ehe ein ansehnlicher Thallus zustande gekommen ist.

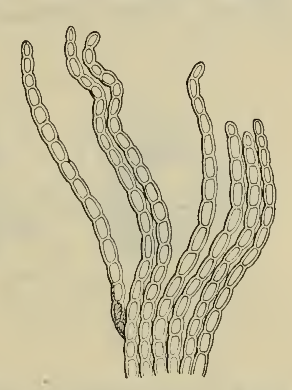


Fig. 7. Hyphen des Protothallus von *Rhizocarpon geographicum* L.

Verfolgen wir jetzt das Wachstum der Thallusareolen und die Bildung des Gesamtthallus. Der Thallus von *Rhizocarpon geographicum* L. bildet, makroskopisch betrachtet, eine gelbgrün gefärbte Kruste, die je nach dem Alter zusammenhängender wird oder durch schwarze Flecken, an denen der Protothallus zutage tritt, unterbrochen ist. In der Jugend besteht der Thallus aus einzelnen, isoliert stehenden gelbgrünen Thallusareolen, die auf dem schwarzen, rasenartigen Protothallus aufsitzen. Solange als die Areolen noch isoliert auf der schwarzen Unterlage sich befinden, haben sie meist kreisrunde Gestalt. Allmählich vergrößern sich die Areolen und berühren sich mit ihren Rändern, wodurch sie polygonale Gestalt annehmen. Zum Schluß verwachsen sie zu einer mehr oder weniger zusammenhängenden Kruste, die dann befähigt ist, Apothecien zu erzeugen. Diesen Verschmelzungsprozeß vieler morphologisch und physiologisch gleichwertiger Elemente — Thallusareolen oder Einzelthalli genannt — zu einem Gesamtthallus bezeichne ich mit dem Ausdruck »primäre Areolierung«. Dem gegenüber steht die »sekundäre Areolierung«, die durch die nachträglich

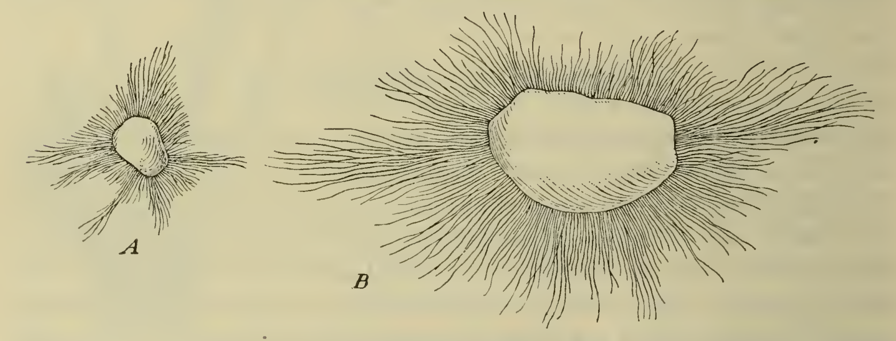


Fig. 8. Isoliert wachsende Thallusareolen von *Rhizocarpon geographicum* L. — *A* Eine ganz junge Thallusareole. *B* Eine etwas ältere Thallusareole.

auftretende Rißbildung eingeleitet und erst allmählich in Erscheinung tritt. Als Ursache der sekundären Areolierung sind wohl innere Wachstumsvorgänge anzusehen, die den Gesamtthallus in größere oder kleinere Felder teilen. Die Breite der Risse ist sehr variabel; bisweilen sind die auftretenden Risse nicht bis zur gegenüberliegenden Seite der Areole vorgedrungen, sondern hören inmitten des Thallusfeldes blind auf. Man kann die jungen, erst im Laufe des Thalluswachstums entstandenen Sprünge und Risse in den verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung bei ein und derselben Kruste beobachten und verfolgen (Fig. 9).

Nach Stahlecker sollen die Risse mit dem Alter durch Verwachsung verschwinden. Nach meinen Untersuchungen ist dies aber nicht der Fall. Wenn schon Stahlecker nicht zwischen einer primären und einer sekundären Areolierung, wie es bei *Rhizocarpon geographicum* der Fall ist, unterscheidet, so habe ich dennoch nicht eine Verwachsung der primär

entstandenen Areolen beobachten können. Die auf dem Protothallus isoliert entstandenen, runden Areolen schließen sich nach einiger Zeit zu größeren oder kleineren Gruppen zusammen, wobei sie polygonale Gestalt annehmen. Daß aber die Risse zwischen den einzelnen, polygonal geformten Thallusareolen vollkommen verschwinden, habe ich nie finden können. Zukal spricht auch nur von einer basalen Verschmelzung der Areolen beim Zusammenschluß zu größeren Thallusgruppen. Ferner glaube ich, daß die Untersuchungen von Bitter, bezüglich des Verhaltens der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Thallusränder hier nicht als Belege oder Analoga dienen können. Bitter ist hinsichtlich der schwarzen Begrenzungslinien zu dem Resultat gekommen, daß diese durch plötzliches Sistieren des Wachstums der Randhyphen entständen. Wo dieselben aber verschmelzen, tritt keine schwarze Linie auf. Ferner kommt es bei diesem Vorgang überhaupt zu keiner Rißbildung, wie dieselbe bei *Rhizocarpon* zu beobachten ist, sondern die Abgrenzungslinie ist eine im Niveau beider Flechtenindividuen verlaufende schwarze Linie, verursacht durch die Einlagerung chemischer Stoffe in die Spitzen der Randhyphen. Stahlecker behauptet, daß die Berindung der Thallusfelder beim Verwachsen verschwindet und die Hyphen des einen Feldes mit denen des anderen verschmelzen; dann dürfte aber nach meiner Auffassung keine schwarze Linie zwischen zwei Thallusareolen sichtbar bleiben. Wie gesagt, führe ich die sekundäre Areolierung der Kruste auf nachträgliche Wachstumsvorgänge der Thallusareolen zurück. Die sekundär auftretenden Risse innerhalb von Thallusareolen wachsen mit der Thallusareole und verschwinden niemals. Sobald erst einmal die Areolen von kleinen Sprüngen durchzogen sind, arbeiten auch die Witterungsverhältnisse an der Verbreiterung und Vertiefung der Risse mit. Befeuchtet man die Kruste, so verschwinden alle Risse; beim allmählichen Austrocknen treten sie wieder hervor.

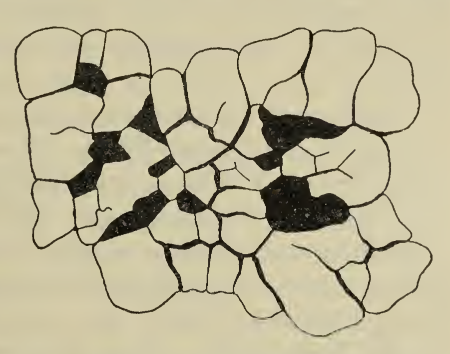


Fig. 9. Thallus von *Rhizocarpon geographicum* L., die später eintretende sekundäre Areolierung zeigend.

Inwieweit die Apothecien bei der sekundären Areolierung des Flechtenthallus eine Rolle spielen, darüber kann ich vorläufig keine genaueren Mitteilungen geben. Bisweilen habe ich einen ringförmigen Wulst zu beiden Seiten der die Rinde durchbrechenden Apothecien gefunden; ganz beiläufig möchte ich hier die Frage nach dem Entstehungsort dieser Gebilde bei *Rhizocarpon* streifen. Mir scheint es, als ob die Apothecien entweder am Rande der Areolen oder auf dem Protothallus ihren Ursprung haben und

zwar aus folgenden Gründen. Erstens zeigt sich auf Querschnitten, daß die Apothecien auf beiden Seiten durch Risse von dem übrigen Thallus getrennt sind, ferner auch die stark eckige Gestalt derselben. Alles dies spricht meines Erachtens für das Entstehen derselben in den Rissen, die sich zwischen den Areolen befinden und bis zu dem Protothallus herabgehen. Vorläufig soll dies nur eine kurze Mitteilung sein, weitere Untersuchungen hierüber werden demnächst folgen, um betreffs der Entstehung der Apothecien bei *Rhizocarpon* Klärung zu verschaffen.

Nachdem wir zunächst die Entstehung einer *Rhizocarpon*-Kruste durch Verschmelzung vieler isoliert entstandener Thallusareolen zu Thallusgruppen verfolgt haben, erübrigt noch die andere Wachstumsform des Thallus eine kurze Betrachtung. In diesem Falle haben wir bereits einen geschlossenen, vollständig entwickelten Flechtenthallus, der an seiner Peripherie von einem schwarzen, konfervenartig sich verzweigenden Hyphengeflecht umgeben ist, in dem von dem Inneren aus die Gonidien nach der Randzone vorgeschoben werden. Auf dieser schwarzen Randzone entstehen dann junge Thallusareolen, die an Größe allmählich zunehmen, sich zusammenschließen und sich an den vollständig entwickelten und geschlossenen Thallus anlegen.

Nach dieser Auseinandersetzung über die verschiedene Entstehungsweise einer *Rhizocarpon*-Kruste will ich noch mit einigen Worten auf die Definition und Auffassung des Flechtenthallus bei *Rhizocarpon* eingehen. Jetzt faßt man die Kruste von *Rhizocarpon geographicum* L. nicht als »ein Flechtenindividuum«, sondern aus unzähligen, auf gemeinschaftlicher Unterlage entstandenen Einzelthalli bestehend auf. Jeder Einzelthallus wird als ein Flechtenindividuum oder als eine Flechtenindividualität betrachtet. Alle die Thallusareolen stellen unter sich morphologisch und physiologisch gleichwertige Gebilde dar. Diese Ansicht vertreten Schwendener, der sich als erster mit dieser Frage beschäftigt hat, sodann neuerdings Bitter, Friederich und Stahlecker.

Der Zweck der sekundären Areolierung des Flechtenthallus ist bei *Rhizocarpon geographicum* L. sowie bei den folgenden Rhizocarpeen kein so in die Augen springender als bei der zuerst besprochenen Gruppe der *Lecanoraceae* und *Lecideaceae*. Wohl kaum kann man hier die sekundäre Areolierung als einen Ersatz für die Soralbildung ansehen. Der wahre Zweck bleibt also noch zu erforschen. Mithin steht der so weit verbreiteten, in allen Erdteilen wiederkehrenden Flechte nur die Möglichkeit zu Gebote, sich durch Sporen fortzupflanzen.

Sorale habe ich nie auffinden können; ferner fehlen gleichfalls die Pyknidien.

15. **Rhizocarpon Montagnei** (Fw.) Kbr.

Außer den Exsikkaten, die mir zur Verfügung standen, habe ich von mir selbst gesammelte Exemplare von Pettneu, wo *Rhizocarpon Montagnei*

mit *Rhizocarpon grande* zusammenwächst, untersucht. Die Exsikkaten sind in mancher Hinsicht nicht geeignet, uns über die Entstehung des Thallus und dessen Wachstum zu unterrichten und uns der Lösung der betreffenden Fragen näher zu bringen.

Der allgemeine Habitus ist bei allen Exemplaren ungefähr der gleiche. Die Kruste ist warzig oder warzig-gefeldert und wird von den Lichenologen als »thallus verrucosus« bezeichnet. Die Größe der Warzen und auch die der Felder ist bei den einzelnen Exemplaren verschieden. Gewöhnlich nimmt die Größe der Warzen vom Rande nach dem Zentrum der Kruste hin zu. Die Farbe ist ebenfalls großen Schwankungen unterworfen; sie ist meistens bläulichgrau, bisweilen mit einem Stich ins Braune. Die Thallusareolen sitzen einem schwarzen Protothallus auf, der am Rande der Kruste in ein dendritisch verzweigtes Hyphengeflecht ausstrahlt. Zwischen den körnigwarzigen Areolen sind die matt schwarzen Apothecien sichtbar, welche die Kruste nur wenig überragen und mit einem dünnen, meist bleibenden Rande versehen sind. Wie auch bei den anderen Untersuchungsobjekten hat mich bei der Flechte der Protothallus und die auf ihm entstehenden Thallusschuppen am meisten interessiert. Beim Durchsehen des Materials im Berliner Herbar habe ich ein Exemplar gefunden, das aus dem Herbar von A. Braun stammte und von C. Bayrhoffer im Taunus gesammelt und als *Lecidea confervoides* bestimmt war. Auf der Etikette findet sich der Name »*Rhizocarpon* spec.«. Nach Stein und Sydow, die bei *Rhizocarpon Montagnei* eine forma *protothallinum* Kbr. angeben, halte ich das Exemplar als hierzu gehörig. Der sterile Pilzthallus ist stark entwickelt und überzieht das Substrat, welches ein fast reiner, weißer Quarz ist, konfervenartig mit seinen tiefblauen Hyphen. Die Hyphen besitzen verdickte Zellwände und sitzen dem Gestein so fest auf, daß man sie nur mit sehr großer Mühe und unter Anwendung von verdünnter Salzsäure ablösen kann. In einiger Entfernung vom Rande fand ich wiederholt Gonidiennester, die von den blauen Hyphen umklammert waren. Sobald die Hyphen mit den Gonidien in engere Verbindung treten und die Algen sich rascher zu vermehren beginnen, treten Veränderungen an den Hyphen auf. Die Zellen strecken sich etwas und werden fast farblos. Der Flechtenthallus selbst ist bei dem Exemplar sehr schwach ausgebildet, während der sterile Pilzthallus eine recht bedeutende Entwicklung zeigt.

Die Fruktifikation des Flechtenthallus ist eine äußerst spärliche. Infolge des stark ausgeprägten Protothallus hat sich Körber veranlaßt gesehen, diese Wachstumserscheinung als eine besondere Form von *Rhizocarpon Montagnei* abzutrennen. Ob die Form eine konstante ist, entzieht sich vorläufig meiner Beurteilung; vielleicht ist die starke Entwicklung des sterilen Pilzthallus auf äußere Momente zurückzuführen.

Wie bei der vorhergehenden Spezies von *Rhizocarpon*, geschieht die

Entstehung der Areolen bei *Rhizocarpon Montagnei* in gleicher Weise. Bei den von mir gesammelten Exemplaren, sowie bei den Exsikkaten ist der fertile Flechtenthallus stärker entwickelt als der Protothallus. Auch hier erscheinen die jüngsten Areolen am Rande des sich meist zentrifugal ausbreitenden schwarzen Protothallus, während die älteren und infolgedessen größeren Warzen mehr im Inneren sich befinden. In gleicher Weise wie bei *Rhizocarpon geographicum* stellt auch hier die Gesamtkruste ein Konglomerat aus vielen gleichwertigen Elementen — den Thallusareolen — dar, die alle dem Protothallus aufsitzen. Jede Thalluswarze ist als ein Flechtenindividuum zu betrachten und die Gesamtheit vieler solcher Einzelthalli muß als ein Gesamtthallus aufgefaßt werden.

Der anatomische Bau des Thallus zeigt auch gewisse Eigentümlichkeiten. Das Mark besteht aus locker verflochtenen Hyphen mit kurzen, rundlichen Gliederzellen, die eine nicht unwesentliche Wandverdickung aufweisen. In der Markschicht habe ich keine bestimmte Richtung der Hyphen verfolgen können. Auf Querschnitten durch den Thallus liegen die rundlichen bis polyedrischen Zellen nebeneinander zwischen sich kleine Intercellularräume lassend.

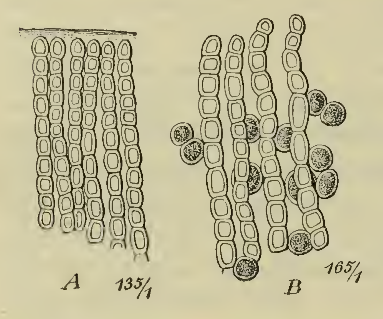


Fig. 10. Thallusquerschnitt von *Rhizocarpon Montagnei* (Fw.) Kbr. — *A* Querschnitt durch die Rinde. *B* Querschnitt durch die Gonidienzone.

Dagegen nehmen in der Gonidienzone die Hyphen eine ganz bestimmte Richtung an; sie laufen meist parallel nebeneinander, senkrecht zur Oberfläche der Areolen und bilden Zellenschnüre, welche die Gonidienzone durchziehen. Aus der Gonidienschicht treten sie streng parallel verlaufend aus und bilden die Rinde. Jede einzelne Hyphe endigt in eine kugelförmige Endzelle. Über der so gebildeten Rinde liegt eine Cuticula, bestehend aus abgestorbenen Teilen der Hyphen; an mehreren Stellen war dieselbe gesprengt und nur noch die Rindenreste waren übrig (Fig. 10).

Die Apothecien sind 0,3—5 mm groß, mit einem dünnen Lagerrande versehen. Das Gehäuse ist kohlig, der Schlauchboden braunschwarz. Die Schlauchschicht besteht aus verschleimten, oben rötlichbraunen Paraphysen und keuligen Asci, die meist zwei Sporen enthalten. Die Sporen sind ellipsoidisch, anfangs ungefärbt, später dunkelbraun, zahlreich mauerartig gefeldert.

Die Hyphen des Protothallus im inneren Teil des Thallus sind regellos verflochten; sie kreuzen sich und liegen meist in zwei Schichten übereinander, während die des Randes streng radiär-strahlig verlaufen. Die Gestalt und die Farbe der Protothalluszellen ist bei beiden die gleiche. Jede Areole ist auf der unteren Seite von einer locker verflochtenen Hyphen-

masse begrenzt, die aus runden, braunen Zellen besteht, und mit der die Areole dem Substrat aufsitzt. Nach meinen bisherigen Beobachtungen und Untersuchungen ist eine vegetative Vermehrung der Flechte durch Thallusareolen sehr unwahrscheinlich. Die Areolenbildung ist hier nicht mit der Soralbildung zu vergleichen; dient mithin auch nicht der Vermehrung und Verbreitung der Flechte. Mithin hat die Flechte nur die Möglichkeit sich durch die Sporen fortzupflanzen und zu verbreiten. Leider konnte ich keine einzige keimende Spore auf den Steinen auffinden. Soredien kommen auch hier nicht vor, ebenso habe ich keine Pykniden gefunden.

16. **Rhizocarpon grande** (Flk.) Arn.

Der größte Teil meines Untersuchungsmateriales stammt von Pettneu, wo schon Dr. Arnold im Jahre 1892 *Rhizocarpon grande* in sehr schönen Exemplaren gesammelt hat. An der Chaussee zwischen Pettneu und St. Jakob findet sich ein Geröllfeld, welches vom Bau der Arlbergstraße herrührt und welches der Talsohle entlang mit *Picea*, *Larix*, *Pinus silvestris* und verschiedenen Laubhölzern bewachsen ist. Gerade der untere Teil dieses vom Fichtenwalde nur mäßig beschatteten Schuttfeldes ist reichlich mit Flechten besetzt und birgt auch in zahllosen und schönen Exemplaren *Rhizocarpon grande*, vergesellschaftet mit *Rhizocarpon Montagnei.* Die Steine bilden ein buntes Bild, in dem die blauschwarzen Thalli von *Rhizocarpon grande* überwiegen und dem Beschauer sofort in die Augen springen; auf diese Weise erhält die ganze Halde eine tiefblaue Färbung. Neben den von mir gesammelten Exemplaren habe ich auch die im Berliner Herbar befindlichen Exsikkaten zu meiner Untersuchung verwendet. Der anatomische Bau des Thallus ist bei allen Exemplaren der gleiche, während die Krusten in ihrem Habitus sehr verschieden sind. Die Kruste der Pettneuer Exemplare besteht aus rötlichbraunen Thallusareolen, die sich zu einem fast geschlossenen Thallus vereinigen. Zwischen den Areolen sitzen die Apothecien. An nur wenigen Stellen tritt die schwarze, sterile Hyphenunterlage zutage. Die Randpartie besteht aus konfervenartig verlaufenden, schwarzen, kurzgliedrigen Hyphen.

Bei einem Exsikkatenstück von Arnold, das er bei Gurgl gesammelt hat, fällt sofort die Lückenhaftigkeit des Thallus auf. Hier sind die Areolen größer, stärker gewölbt, fast halbkugelig, bläulich bereift und stehen isoliert auf dem schwarzen Protothallus, der sich gleichsam als Rasen unter den Thallusareolen hinzieht. Je näher dem Rande, desto kleiner und seltener werden die Areolen.

Der Thallus stellt auch bei dieser Spezies wie bei den Rhizocarpeen im allgemeinen ein Konglomerat von Einzelthalli dar, die morphologisch und physiologisch gleichartig sind. Das Zusammentreten der Areolen zu einem Thallus kann als ein Maß für das Alter der Flechte angesehen

werden. In der Jugend stehen die Thallusareolen isoliert auf der gemeinsamen Unterlage und sind klein, wogegen sie im Alter durch innere Wachstumsprozesse sich nähern und schließlich mit einander zu einer Kruste zusammentreten. An einigen Stellen zeigte sich infolge des Alters eine Verfärbung der Kruste und ein Auftreten sekundärer Rißbildung.

Die Untersuchung des schwarzen Protothallus ergab, daß — trotzdem noch keine sichtlichen Areolen hervortraten — zwischen den Hyphen zahlreiche Algen sich vorfanden. Die Hyphen, welche den Gonidien zunächst verliefen, zeigen, trotzdem sie noch von einer Art »Rinde« bedeckt waren, stärkere Verästelungen als die Hyphen der sterilen Unterlage; ferner waren die Hyphenzellen in diesem Stadium länger und gestreckter als zuvor. Die von den Hyphen erfaßten Algen waren lebhaft in Teilung begriffen. Man sah deutlich das Auftreten von Scheidewänden in den einzelnen Algenzellen und konnte die Teilung verfolgen. Aus dem eben Gesagten geht hervor, daß, sobald die Hyphen des Prothallus, sei es durch Algenanflüge oder durch vorgeschobene Gonidien, mit Algenzellen überhaupt in Berührung kommen, eine Veränderung der Hyphen sowohl in der Farbe als auch in der Gestalt vor sich geht.

Die Hyphenzellen des Protothallus sind ebenfalls rosenkranzartig geformt und blauschwarz tingiert. Die Färbung rührt von in den Zellwänden eingelagerten chemischen Stoffen her. In der Färbung sowohl wie in der Verdickung der Hyphenzellen sehe ich ein Schutzmittel gegen die Austrocknung und die Abtötung der Protothallushyphen. In dieser Annahme bestärkt mich noch der Umstand, daß die anfangs dunkelblau gefärbten Hyphen, sobald sie mit Algen in Berührung treten und zur Areolenbildung schreiten, die blauschwarze Farbe verlieren und fast weiß werden. In diesem Stadium bedürfen die Hyphen nicht mehr des intensiven Schutzes, der ihnen früher durch die Einlagerung chemischer Stoffe geboten wurde.

Sobald nun die Gonidien sich im Schutze dieser »Rinde« stark genug vermehrt haben und die Hyphenverästlungen zwischen sie gelangt sind, wird allmählich die schwarze Rinde abgeworfen und die später gewölbten Thallusareolen treten als kleine, bläulich gefärbte Punkte hervor, die allmählich größer werden und sich mehr oder weniger zu einer geschlossenen Kruste vereinigen.

Nachdem ich in kurzen Zügen die Entstehung der Thallusareolen und die Bildung des Gesamtthallus beschrieben habe, wende ich mich zunächst dem anatomischen Aufbau einer einzelnen ausgebildeten Thallusareole zu. Die obere Rinde ist dünn, bläulich gefärbt und besteht aus parallel verlaufenden Hyphen, deren Endzellen keulig-verdickt und verschleimt sind. Daran schließt sich die Gonidienschicht, die aus dicht neben einander liegenden Algenzellen gebildet wird. Das Mark stellt ein lockeres Hyphengeflecht dar, das auf der unteren Seite von braunen, rundlichen Hyphenzellen abgegrenzt wird.

Die Apothecien befinden sich zwischen den Areolen, erheben sich nicht über das Niveau der Kruste und sind durchschnittlich 0,5—1 mm breit. Anfangs sind sie flach, dünn berandet, später gewölbt mit nackter, schwarzer Scheibe. Die Schlauchschicht besteht aus oben violett-bräunlich gefärbten Paraphysen und keulig-aufgetriebenen Asci, die je acht Sporen enthalten. Die Sporen sind ellipsoidisch, braunschwarz, mauerartig geteilt. Gelegentlich meiner Untersuchungen habe ich die Entstehung dieser mauerartigen Struktur der Sporen verfolgen können. Zuerst habe ich mehrere unter sich parallel verlaufende Querwände beobachten können, die sich während des weiteren Wachstums der Spore vermehrten. Neben diesen unter sich parallel verlaufenden Teilungswänden treten später senkrechte zu diesen auf, wodurch die nun wachsende Spore die mauerartige Struktur erhält. In den ersten drei Stadien waren die Sporen farblos, erst späterhin trat die braune Färbung auf.

Keimende Sporen habe ich bei *Rhizocarpon grande* ebenfalls nicht gefunden. Häufig war nur eine kleine, sterile Hyphenunterlage, der sog. Protothallus, der durch Keimung aus der Spore hervorgegangen war und aus den eben beschriebenen blauschwarzen, rosenkranzartig geformten Hyphen bestand, vorhanden. Diese Hyphen lagen eng dem Substrate an und verzweigten sich dendritisch. In diesem Falle können die Areolen nur dadurch entstanden sein, daß die auf dem Substrat unterkriechenden Protothallushyphen Algen gefunden haben, diese umsponnen und auf diese Weise zur Areolenbildung geschritten sind. Aber ebenso gut kann die Areolenbildung auch in der Weise stattfinden, daß wir bereits einen kleinen, vollständigen Flechtenthallus haben, dessen Randhyphen konfervenartig ausstrahlen. Hier ist es möglich, daß die Gonidien von dem Innern aus nach der Randzone vorgeschoben werden.

Der Thallus stellt auch bei dieser Spezies ein Konglomerat von gleichartigen Individuen dar. Daß eine vegetative Verbreitung durch die Areolen bei obiger Flechte stattfindet, erscheint mir sehr unwahrscheinlich.

Ferner sind auch keine Soredien bis jetzt beobachtet worden. Es bleibt mithin der Flechte nur die einzige Möglichkeit zu ihrer Verbreitung und Erhaltung — nämlich die Sporen.

Resultat.

Wie sich aus meinen Untersuchungen ergeben hat, ist die Thallusfelderung für die Flechte von verschiedener Bedeutung. Bei nicht allen Flechten führt die Areolierung des Thallus zur Verbreitung des Flechtenindividuums. Soweit ich bis jetzt feststellen konnte, sind die Rhizocarpeen ausgeschlossen. Bei dieser Familie ist die sekundäre Areolierung nicht als »Verbreitungsmittel« der Flechte anzusehen, während bei den Placodineen, Lecanoraceen und Lecideaceen die Felderung der ursprünglich einheitlich

gestalteten Kruste wohl sicher der Verbreitung der Flechte dient. Leider kann ich bis jetzt die von mir ausgesprochene Behauptung nicht durch Beobachtungen in der Natur stützen. Aber als Analogon zu den Vorgängen bei *Usnea* und *Ramalina* ist eine Verbreitung vieler Krustenflechten, die diese Felderung aufweisen, als höchst wahrscheinlich hinzustellen. Welche Bedeutung hingegen die sekundäre Areolierung bei den Rhizocarpeen hat, darüber kann ich nur Vermutungen aussprechen! Vielleicht dient bei den *Rhizocarpon*-Arten die Rißbildung der Durchlüftung und der schnelleren Wasseraufnahme; das letztere scheint mir deshalb wahrscheinlich, weil beim Anfeuchten die Risse und Furchen bei den Rhizocarpeen in sehr kurzer Zeit verschwinden. Ein Ausbröckeln von Thallusteilen habe ich bei den Rhizocarpeen nie beobachten können, wogegen dieser Vorgang bei allen anderen von mir untersuchten Flechten häufig zu konstatieren war. Mithin scheinen die Rhizocarpeen lediglich auf die Verbreitung und Vermehrung durch Sporen angewiesen zu sein. Bei meinen Untersuchungen habe ich dennoch niemals eine keimende Spore von *Rhizocarpon* gefunden, dagegen immer schon das erste Stadium des Thallus, nämlich die dunkelblauen Hyphen des Protothallus in reicher Entwicklung.

Über den Stahleckerschen Befund bei *Rhizocarpon* habe ich an früherer Stelle berichtet.

Ich meine aber, daß einer Flechte wie *Rhicocarpon geographicum* L., die eine derartige Verbreitung hat, auch ausgiebige Vebreitungsmittel zu Gebote stehen müssen. Die Soredienbildung fehlt bei ihr so gut wie gänzlich. Eine Verbreitung durch losgerissene Thallusteile habe ich auch nicht konstatieren können; so bleibt mithin nur eine Vermehrung und Verbreitung der Rhizocarpeen durch die Sporen übrig. Dafür spricht auch das häufige Vorhandensein des schwarzen Protothallus, der als erstes Produkt der keimenden Spore anzusehen ist.

Die Placodineen, Lecanoraceen und Lecideaceen besitzen in der Areolierung aller Wahrscheinlichkeit nach ein sehr ausgiebiges Mittel zu ihrer vegetativen Verbreitung. Bei all diesen Familien findet man sehr häufig die zentralen Partien der Kruste verschwunden, da durch die stattgefundene Areolierung der Zusammenhang der einzelnen Areolen unter sich als auch mit der Unterlage ein sehr lockerer geworden ist. Infolgedessen vermögen Wind, Regen und die anderen Atmosphärilien ansehnliche Thallusteile herauszulösen und fortzutragen. Ähnlich den losgerissenen Thallusteilen von *Usnea* und *Ramalina*, ist ein solches losgetrenntes Thallusfragment befähigt, einem neuen Individuum seinen Ursprung zu geben, wenn es in nur annähernd die gleichen Lebensbedingungen kommt.

In hohem Maße ist die Gruppe der Placodineen geeignet, uns über den Vorgang der Thallusareolierung aufzuklären, da die Gruppe meist Formen enthält, die am Rande lappig effiguriert und im Zentrum krustig entwickelt sind und auf diese Weise den Spalt zwischen den beiden großen

Abteilungen der Blatt- und Krustenflechten überbrücken. Als ein hervorragendes Beispiel für die Areolenbildung ist *Dimelaena oreina* anzuführen. Hier haben wir eine Thallusrosette, die an ihrer Peripherie zentrifugal wächst und bei der die Randlappen, sobald sie eine gewisse Breite erreicht haben, sich einerseits an ihrem wachsenden Scheitel dichotom teilen, andererseits an ihrer Basis fast quadratische, gleichgroße Thallusteile abschneiden. Bei den Lecanoraceen beobachtet man ein ähnliches Wachstum. Am Rande ist der Thallus schwach lappig entwickelt, während er in der Mitte ein krustiges Aussehen besitzt und aus zahlreichen, unregelmäßig angeordneten Thallusareolen besteht. Dieselben entstehen, wie aus dem Wachstumsmodus der Flechte hervorgeht, in geringer Entfernung vom Rande und nehmen nach dem Zentrum der Flechte hin an Größe und Zahl zu. Bisweilen zeigen die Areolen noch das Bestreben, durch nachträgliches interkalares Wachstum ihr Volumen zu vergrößern. Infolgedessen erhalten die Areolen meistens ein warziges Aussehen. Auch bei den Lecideaceen gilt betreffs der Areolenbildung das gleiche. Der anfangs einheitlich-gestaltete Thallus wird durch innere Wachstumsvorgänge in Areolen von meistens polyëdrischer Gestalt geteilt. Die Breite und Länge der Risse ist sehr verschieden. In der Jugend sind die Risse sehr schmal und endigen gewöhnlich blind in der Thallusareole, mit zunehmendem Alter werden sie klaffender und führen die eingeleitete Felderung vollständig durch.

Anders verhält es sich bezüglich der Areolierung bei den Rhizocarpeen. Bei dieser Familie ist, wie sich schon aus der Entstehungsweise der Gesamtkruste ergibt, der Zweck der Areolierung ein ganz anderer.

Anhang.

Die sterile Hyphenunterlage und ihre Beziehungen zum fertilen Flechtenthallus.

Von jeher spielten die Begriffe »Hypothallus« und »Protothallus« in der Lichenologie, besonders bei den Krustenflechten, eine große Rolle, und so möchte ich an dieser Stelle mit einigen Worten auf die Definition und die Gebrauchsweise der beiden, sowie verwandter Ausdrücke näher eingehen. Schwendener (34) hat bei seinen Untersuchungen über den Flechtenthallus schon auf die große Verwirrung hingewiesen, die betreffs dieser Begriffe in älterer und neuerer Zeit herrschte. Im allgemeinen nannten die Lichenologen jener Zeit »Hypothallus« oder »Protothallus« das erste Produkt einer keimenden Spore; sie betrachteten dieses Hyphengeflecht als die vorgebildete Unterlage, auf der späterhin der Thallus sich entwickelt. Schwendener hat wohl als erster eine genaue Trennung beider Begriffe vorgenommen; indem er den Begriff »Protothallus« im eigentlichen Sinne aufgefaßt wissen will und an Hand seiner Untersuchungen zu dem Resultat

gelangte, daß der Protothallus nur einer beschränkten Anzahl von Krustenflechten eigen wäre, während er die früher mit unter den Begriff gefaßten Gebilde als »hypothallinische Anhangsgebilde« abtrennt und streng davon unterscheidet. Nach Schwendener kommt, wie gesagt, ein echter Protothallus nur bei wenigen Krustenflechten vor, z. B. bei den Gattungen *Rhizocarpon*, *Catocarpus*, *Buellia*, *Lecothecium* und einigen anderen.

Bei den angeführten Gattungen erscheint der Protothallus als ein Saum von meist dunkler Farbe, der aus kurzgliedrigen, verherrschend radial verlaufenden, dendritisch sich verzweigenden Hyphen besteht, die ein unbegrenztes Scheitelwachstum besitzen. Der »Protothallus« oder »Prothallus« ist ein Mycel, das unmittelbar einer Spore oder einer Conidie seinen Ursprung verdankt. Zukal weist darauf hin, daß der dunkelgefärbte, mit Flechtensäuren imprägnierte Protothallus streng genommen nicht mehr das ursprüngliche Mycel, wie es aus der keimenden Spore hervorgegangen ist, darstellt — denn dieses ist zart, farblos und dünn —, sondern ein mannigfach umgewandeltes und den äußeren Lebensbedingungen angepaßtes Pilzgeflecht. In den meisten Fällen haben sich auch die Protothallushyphen so dicht an das Substrat angeschmiegt, daß man sie ohne Verletzung kaum von demselben trennen kann. Die Antwort auf die Frage, warum die Hyphen des Protothallus so kurzgliedrig, so fest mit der Unterlage verwachsen sind und durch chemische Farbstoffe tingiert sind, ferner, warum sie die reiche, dendritische Verzweigung zeigen, liegt bei genauerer Beobachtung klar auf der Hand.

Vor allem müssen die Hyphen des Protothallus einer längeren Lebensdauer angepaßt sein, da sich auf denselben nicht eher eine Thallusanlage entwickeln kann, bevor die betreffende Nähralge gefunden ist. Die Alge kann auf zweierlei Weise in den Bereich der Protothallushyphen gelangen, entweder sie kann von den dendritisch verzweigten und gewissermaßen auf dem Substrat umherkriechenden und nach Algen suchenden Hyphen auf dem Gestein aufgefunden werden — oder sie kann angeflogen kommen. Darüber kann eine gewisse Zeit verstreichen; deshalb die Verdickung der Hyphenmembranen und die Inkrustierung mit Flechtensäuren. Infolge der eben angeführten Eigenschaften sind die Protothallushyphen zu einer rein saprophytischen Lebensweise eine Zeitlang befähigt. Das feste Anschmiegen an die Unterlage und die Einlagerung von Flechtensäuren in die Hyphenmembranen schützen sie vor den Angriffen der Tiere, namentlich der Schnecken. Vielleicht hängt die dendritische Verzweigung der Protothallushyphen mit dem Absuchen der Unterlage nach der Nähralge zusammen. Inwieweit ein Chemotropismus das Wachstum und die Richtung der Protothallushyphen nach den Algen bestimmt, ist bisher noch nicht erwiesen, aber die Annahme, daß ein solcher die Hyphen beeinflussen könnte, liegt wohl nahe. Im Zentrum des Protothallus entstehen meistens junge Thallusanlagen, die anfangs nur spärlich, späterhin in größerer Anzahl auftreten,

und endlich zu einer zusammenhängenden, gefelderten oder kleinschuppigen Kruste verschmelzen. Diesen Vorgang will ich die »primäre Areolierung« nennen. Bei genauerer Durchmusterung meiner in der Schweiz und Tirol gesammelten Gesteinsstücke habe ich auch Protothallusindividuen gefunden, die noch ohne jede sichtbare Thallusanlagen waren. In späterer Zeit, während sich die Thallusanlagen entwickeln und zu einer mehr oder weniger geschlossenen Kruste verschmelzen, bleibt einerseits der Protothallus unter den Thallusindividuen erhalten, andererseits tritt er an der Peripherie des Gesamtthallus zutage.

Wie ich erwähnte, haben nur wenige Krustenflechten einen »echten Protothallus«, d. h. ein durch Keimung der Spore gebildetes Mycel, auf dem die Thallusanlagen sich entwickeln. Nun liegt die Frage nahe, wie sich die anderen — die weitaus größere Zahl der Flechten — betreffs der Sporenkeimung und der späteren Entwicklung des Mycels verhalten. Auch die anderen Flechten besitzen einen durch Keimung der Sporen hervorgegangenen sterilen Pilzthallus, den sog. »Protothallus«, der aber nur sehr schwach bleibt, und von dem späteren, fertilen Flechtenthallus überwuchert wird, indem der letztere sich unbegrenzt durch Marginalwachstum in die Fläche ausdehnt. Bei den Flechten mit »echtem Protothallus« gestaltet sich die Sache so, daß hier der Protothallus äußerst üppig wächst und dauernd erhalten bleibt, während die Thallusentwicklung keine sehr starke ist und jede Thallusareole ein beschränktes Wachstum besitzt. Mithin läßt sich der Unterschied zwischen Flechten »mit« und »ohne Protothallus« lediglich durch Differenzen in dem Wachstumsvermögen erklären. Früher glaubte man, daß der Protothallus zur Apothecienerzeugung befähigt wäre; dies hat aber Schwendener bezweifelt und widerlegt.

Dem »echten Protothallus« hat Schwendener die »hypothallinischen Anhangsgebilde« gegenüber gestellt, dem sich auch Zukal neuerdings bei seiner Besprechung des Hypothallus und der hierher gehörigen Gebilde anschließt. Schwendener hat diese Hyphengebilde näher untersucht und nachgewiesen, daß der Hypothallus mit dem eigentlichen Protothallus nichts zu tun habe, sondern daß er von den aus dem Thallus unterseits hervorsprossenden Fasern gebildet wird und somit als ein »Trichomgebilde« im Gegensatz zum Thallus aufgefaßt werden muß. Dies hat auch Zukal durch seine sorgfältigen und umfangreichen Untersuchungen bestätigen können. Zukal hat ferner eine sehr wichtige Tatsache konstatieren können, daß nämlich aus diesem Hyphenfilz neue Thallusschüppchen hervorgehen können. Die hypothallinischen Anhangsgebilde finden sich bei den Gattungen *Pannaria*, *Catolechia*, *Decampsia*, *Placodium* u. a., wo sie eine dunkelfilzige Hyphenunterlage bilden, welcher der Thallus aufsitzt.

Besonders interessant verhält sich betreffs dieses Punktes die Gattung *Pannaria*. Schon Schwendener fand, daß bei *Pannaria* die Trichomgebilde bisweilen unter dem Thallusrande hervortreten, welchen Befund er

auf eine üppige Vegetation der Algen zurückführte. Zukal äußert sich in seinen biologischen Abhandlungen über dieses Vorkommen bei *Pannaria* in gleicher Weise und sagt, daß er Thallusanlagen am Hyphenfilz vornehmlich an solchen Exemplaren gefunden hat, die an einer Lokalität gewachsen waren, wo der Nostoc in besonders reger Entwicklung war und daß sich ihm der Hyphenfilz bei dieser Gattung in zweierlei Form präsentiert habe. »Einmal wachsen die meist blaugefärbten Hyphen über den Thallusrand hinaus und täuschen einen Protothallus vor; das andere Mal ragen sie nur wenig über den Thallusrand hervor, bilden aber mehrere Lappen, oft ein ganzes Dickicht, dessen starre Spitzen alle nach außen gerichtet sind.«

Bisweilen bilden die hypothallinischen Anhangsgebilde keine zusammenhängende Schicht im Sinne der neueren Autoren, sondern sie erscheinen als ein schwacher Filzüberzug oder bilden isolierte Faserbündel. Über die biologische Bedeutung der hypothallinischen Anhangsgebilde für die Flechten herrscht noch ziemliche Dunkelheit. Nur das ist nach Zukal sicher, daß aus der filzigen Unterlage zuweilen neue Thallusanlagen hervorgehen können. Vielleicht auch dient der Hyphenfilz als ein Speicherungsorgan für Wasser.

Schließlich tritt bei den gesteinbewohnenden Krustenflechten noch eine Art von Hypothallus auf, die von Zukal »myceliarer Rand« oder »Thallusrand« genannt worden ist. Der myceliare Rand findet sich bei vielen Krustenflechten aus den Familien der Lecanoraceen, Lecideaceen und Verrucariaceen und besteht aus zentrifugal wachsenden Randhyphen. De Bary und Frank haben diese Randhyphen zum Thallus gerechnet. Zukal tut es aber deswegen nicht, weil aus den Randhyphen fortwährend neue Thallusanlagen entstehen. Die Frage, auf welche Weise die Gonidien in die Thallusanlagen gelangen, ist zunächst von größter Wichtigkeit. Leider liegen vollkommen sichere Untersuchungen über diesen Punkt nicht vor. Aller Wahrscheinlichkeit nach werden die Gonidiennester von den Randhyphen selbst in die Randzone transportiert, weil die Gonidiennester in der Randzone meist in radialer Richtung also mit der Wachstumsrichtung der Hyphen in die Länge gezogen werden, während die Gonidiennester in den älteren Teilen des Thallus eine rundliche Form zeigen. Ein derartiger Thallusrand oder Margo findet sich z. B. bei *Lecanora subfusca* (L.) Ach. f. *geographica* Mass., *Sporastatia Morio* Krb. und *Stenhammara turgida* (Ach.) Krb. u. a. Früher war man geneigt, einer größeren Anzahl von Flechten einen »echten Protothallus« zuzuschreiben, aber im Laufe der Zeit hat sich durch die angestellten Untersuchungen ergeben, daß nur ein sehr geringer Teil der Krustenflechten einen echten Protothallus besitzt, während bei der Mehrzahl derselben der früher als Prothallus benannte Teil nichts anderes als der Thallusrand oder Margo ist. Infolge der Einlagerung von dunklen Farbstoffen in die Spitzen der Randhyphen bilden dieselben um den Thallus herum einen nicht mehr oder weniger verwaschenen Saum.

Neuerdings sind die dunkelblauen Hyphen von *Rhizocarpon* und Ver-

wandten, die den Thallus umgeben oder ihm bisweilen ein ansehnliches Stück vorauseilen, von Stahlecker als »präkurrierende Hyphen« bezeichnet worden. Es liegt aber meines Erachtens kein Grund vor, einen neuen Namen für schon mehrfach benannte Gebilde einzuführen, da in der Flechtensystematik bereits durch die schon vorhandenen Begriffe eine große Verwirrung entstanden und eine präzise Definition der einzelnen nicht vorhanden ist. Auch der Ausdruck »subiculum« ist vollkommen überflüssig.

Betreffs der Fixierung der Begriffe »Hypothallus« und verwandter möchte ich mich an Zukal anschließen, der »als Hypothallus jedes mycelartige Gebilde bezeichnet, aus dem neue Thallusanlagen hervorgehen oder wenigstens unter besonders günstigen Umständen hervorgehen können.« Trotzdem die Gebilde des Hypothallus in der freien Natur in mannigfacher Weise in einander übergehen, unterscheidet Zukal vier Hauptformen. Diese sind: 1. der echte Prothallus (Protothallus), 2. das Flechtenmycel, 3. die hypothallinischen Anhangsorgane, 4. der mycelartige Rand (Thallusrand). Auf die zweite Form des Hypothallus, »das Flechtenmycel«, bin ich nicht näher eingegangen, da dasselbe bis vor Zukal ein völlig unbekanntes Gebilde war.

Zukal erwähnt die Flechtenmycelien zuerst und versteht darunter »einen zarten Hyphenkomplex, der meistens von einem alten Flechtenthallus ausgeht und ganz wie ein gewöhnliches Pilzmycel das Substrat oft fußweit durchwuchert und dabei an einzelnen Stellen neue Thallusanlagen produziert.« Zukal fand solche Flechtenmycelien bei *Peltigera venosa, Solorina, Urceolaria, Xanthoria parietina.* Alle die von mir erwähnten Ausdrücke fallen unter den Gesamtbegriff »Hypothallus.«

Im Anschluß hieran möchte ich nochmals auf die Definition und Klarstellung von »Flechtenindividuum« und »Lagerkruste« eingehen. Die von mir untersuchten Flechten lassen sich infolge ihres Thallusbaues in zwei Gruppen teilen. Die erstere umfaßt die Lecanoraceen und Lecideaceen, während die zweite die Rhizocarpeen enthält. Um mit Zukal zu reden, besitzt die erste Klasse einen »Thallus conglomeratus«, die zweite dagegen einen »Thallus distinctus«. Für letztere Thallusform ist besonders charakteristisch, daß die neuen Thallusanlagen dicht neben einander und fast gleichzeitig auf einer gemeinschaftlichen Unterlage dem »Protothallus« entstehen. Schon Schwendener hat sich dahin ausgesprochen, daß die Lagerkruste der Rhizocarpeen aus zahlreichen, morphologisch und physiologisch gleichwertigen Elementen zusammengesetzt ist und daß jede Thallusanlage sich zu einem selbständigen Thallus entwickelt und mithin den Namen »Thallusindividuum« beansprucht. Man hat also eben so viele Thallusindividuen vor sich, als ursprünglich Thallusanlagen vorhanden waren, die im Laufe der Entwicklung mehr oder weniger zu einem geschlossenen Thallus zusammengetreten sind. Diesen Vorgang will ich »primäre Areolierung« nennen, im Gegensatz zu einer später auftretenden Felderung der

Kruste, die durch nachträgliche, interkalare Wachstumsvorgänge oder sonstige Umstände hervorgerufen wird und die ich mit »sekundärer Areolierung« bezeichnen möchte. Die Lagerkruste der Rhizocarpeen ist also nicht als ein einzelnes Thallusindividuum oder als eine Thallusindividualität zu betrachten, sondern aus einer großen Anzahl gleichwertiger Einzelthalli bestehend, aufzufassen. Schwendener vergleicht den Prothallus sehr treffend mit einem Rhizom, das unter der Erde vegetiert und Jahr für Jahr seine Sprosse nach oben sendet. Die beschreibende Lichenologie hat jedoch keinen Unterschied zwischen Thallusindividuum und Kolonie gemacht. Sie nennt einfach eine Kolonie kleiner, warzenförmiger Thallusindividuen einen »Thallus areolatus« und fragt nicht nach der Entstehungsweise dieses Gebildes. Um überhaupt die Frage zu entscheiden, ob ein Flechtenthallus als eine Flechtenindividualität oder als eine Kolonie von Flechtenindividuen zu betrachten ist, darüber kann uns einzig und allein nur die Entstehungsweise des Thallus Auskunft geben. Der »Thallus areolatus« ist besonders schön bei den Flechten mit bleibendem Hypothallus entwickelt, z. B. bei *Rhizocarpon*, *Catocarpus* und einigen Arten von *Buellia* und *Lecothecium*.

Bei dieser Gruppe dient die sekundär auftretende Felderung nicht als Verbreitungsmittel, ist daher auch nicht als Ersatzmittel für die Soralbildung zu betrachten. Der Zweck der hier auftretenden sekundären Felderung ist daher nicht so in die Augen springend, wie bei der Gruppe der Lecanoraceen und Lecideaceen. Bei den Rhizocarpeen habe ich niemals ausgebrochene Thalli wie bei den Lecanoraceen gefunden. Hier muß also die sekundäre Felderung einen anderen Zweck zu erfüllen haben. Leider war es mir bisher nicht möglich, den wahren Zweck der sekundären Felderung bei den Rhizocarpeen festzustellen. Den Rhizocarpeen steht somit im allgemeinen nur die Möglichkeit zu Gebote, sich durch Sporen zu verbreiten, dafür sprechen auch die zahlreich auf dem Substrat befindlichen Protothalli. Dem gegenüber steht die Gruppe der Lecanoraceen und Lecideaceen, die einen »Thallus conglomeratus« besitzen. Der Thallus stellt bei diesen Flechten ein einheitlich wachsendes Gebilde dar, das sich am Rande zentrifugal ausbreitet und nach dem Zentrum hin Areolen bildet. Der Rand besteht aus mehreren Lagen von Hyphen, welche in radialer Richtung wachsen und welche die ergriffenen Nähralgen nach der Randzone transportieren, aus denen dann neue Thallusanlagen hervorgehen. Bei den zu dieser Gruppe gehörenden Flechten deckt sich mithin der Begriff »Thallus« mit demjenigen von Flechtenindividuum. Das ganze stellt nur ein Flechtenindividuum dar, das sich zentrifugal nach allen Seiten auf dem Substrat ausbreitet.

Die bei den Lecanoraceen und Lecideaceen auftretende Felderung ist ein sekundärer Vorgang und ersetzt die Soralbildung bei den gesteinbewohnenden Spezies. Durch eine abgetrennte Thallusareole vermag sich die Flechte zu verbreiten und zu erhalten. Zukal nennt diese Felderung

eine »unechte«, gegenüber derjenigen bei den Rhizocarpeen auftretenden, da sie durch Zerreißen sowie durch andere Wachstumsstörungen hervorgerufen wird. Um den Thallus zu diagnostizieren, schlägt er den Ausdruck pseudo-areolatus oder areolato-diffractus vor. Wie gesagt, kommt die »echte« Felderung (primäre Areolierung von mir genannt) dadurch zustande, wenn viele, einzelne Flechtenareolen gleichzeitig und dicht neben einander auf einem gemeinschaftlichen Hypothallus entstehen wie bei Rhizocarpon. Bei den gesteinbewohnenden Lecanoraceen und Lecideaceen vertritt die sekundäre Felderung die Soredien, während der Zweck derselben bei den Rhizocarpeen vorläufig nicht recht klar gestellt ist und wohl nicht als Ersatzmittel für die Soralbildung zu betrachten ist. Mithin stehen der Gruppe der Lecanoraceen und Lecideaceen neben ihrer Verbreitung durch Sporen ein weit ausgiebigeres und sicheres Verbreitungsmittel — nämlich durch Thallusareolen — zu Gebote.

Schluß.

Aus dem Gesagten erhellt, daß für die Fortpflanzung und Vermehrung der Flechten auf das reichhaltigste gesorgt ist und zwar durch Ascussporen, Pyknoconidien, Soredien, Hymenialgonidien und Thallusareolen.

Bei den beiden ersten Propagationsmitteln hängt die Entstehung des Flechtenthallus von dem zufälligen Zusammentreffen der Flechtenpilzhyphen mit der Nähralge ab, während bei den letzten drei Verbreitungsmitteln schon beide Komponenten der Flechte vorhanden sind. Aus diesem Grunde haben manche Forscher die Soredien als die Hauptfortpflanzungsorgane betrachtet wissen wollen. Da könnte man fragen, warum so wenige Flechten auf ihrem Thallus Soredien entwickeln, wenn dieses Fortpflanzungsmittel in so ergiebiger und sicherer Weise wirkt. Denjenigen, die den Soredien ein allzu großes Gewicht beigelegt wissen wollen, wirft Zukal die wohl berechtigte Frage entgegen, warum sich bei den meisten, allgemein verbreiteten Krustenflechten fast nie Soredien finden. Bei einer großen Anzahl der gesteinbewohnenden Krustenflechten wird, so glaube ich, die Soralbildung eben durch die Areolierung des Thallus und das damit verbundene Ausbröckeln des Thallus ersetzt. Nach meinen Untersuchungen geschieht dies bei den Lecanoraceen und Lecideaceen, deren Thallus durch sekundär auftretende Risse in Areolen zerlegt wird. Wahrscheinlich findet sich diese Erscheinung auch bei anderen Gattungen ausgeprägt; dies bedarf natürlich noch der weiteren Untersuchung, da die Sache von Fall zu Fall variiert. Man wird mir nun berechtigterweise die Frage stellen, ob ich selbst junge Thalli aus angeflogenen Thallusareolen habe entstehen sehen. Dies muß ich vorläufig noch verneinen. Bisher war es nicht möglich bei meinen Beobachtungen im Gebirge losgetrennte Thallusareolen auf ihre spätere Entwicklung zu prüfen oder solche zu neuen Thallusindividuen auswachsen zu sehen. Es liegt hier ähnlich wie mit den Soredien, deren

weitere Entwicklung und Bildung eines neuen Thallus bisher noch nicht sicher in der Natur beobachtet worden ist. Daß aber losgetrennte Thallusareolen zu neuem Wachstum angeregt werden können und zu neuen Thallusbildungen schreiten, glaube ich durch die Befunde bei *Placodium* und *Gasparrinia* einigermaßen belegen zu können. Bei den genannten Flechten bildeten an den Stellen, wo Thallusareolen ausgebrochen waren, die darum befindlichen Areolen neue Lappen, die in den leeren Raum hineinwuchsen. Ich meine also, daß dieser Vorgang sich auch an anderen losgetrennten Thallusareolen wiederholen könnte. Positiv ist natürlich die Sache noch nicht festgestellt, und ich werde keine Mühe scheuen und keine Gelegenheit vorüber lassen, um die einmal angeschnittene Frage ihrer definitiven Lösung näher zu bringen. Nur durch Beobachtungen in der Natur wird man die Frage lösen können. Warum sollten nicht die Hochgebirgsflechten, die mit den Witterungsverhältnissen einen so harten Kampf zu führen haben, ein Propagationsmittel im Laufe der Zeit entwickelt haben, das ihrem Standort angepaßt ist und das unter allen Umständen, auch selbst unter den ungünstigsten ihre Weiterexistenz und Verbreitung sichert, wie es die Soredien der Blattflechten tun.

Literatur-Verzeichnis.

1. Acharius, E., Lichenographia universalis Göttingae (1810).
2. Bachmann, E., Die Beziehungen der Kalkflechten zu ihrem Substrat. Bericht der Deutsch. Bot. Ges. Bd. VIII (1890) und l. c. Bd. X (1892).
3. —— Der Thallus der Kalkflechten. Wiss. Beilage zu dem Prog. der Städt. Realschule zu Plauen, Plauen (1892).
4. —— Die Beziehungen der Kieselflechten zu ihrem Substrat. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXII, Heft 2 (1904).
5. De Bary, E., Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig (1884).
6. Bitter, G., Über das Verhalten der Krustenflechte beim Zusammentreffen ihrer Ränder. Pringsh. Jahrb. XXXIII (1899).
7. —— Zur Morphologie und Systematik von *Parmelia*, Untergattung *Hypogymnia*. Hedwigia Bd. 40 (1901).
8. —— Über die Variabilität einiger Laubflechten und über den Einfluß äußerer Bedingungen auf ihr Wachstum. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XXXVI (1901).
9. Darbishire, O. V., *Dendrographa* eine neue Flechtengattung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XIII (1895).
10. —— Die deutschen Pertusarien mit besonderer Berücksichtigung ihrer Soredienbildung. Engl. Bot. Jahrb. XXII (1897).
11. Frank, A. B., Über die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Cohns Beitr. z. Biologie der Pflanzen. Bd. II, Heft 2 (1876). Breslau.
12. Friedrich, Alb., Beiträge zur Anatomie der Silikatflechten. Inaugural-Dissertation. Stuttgart (1904).
13. Fries, Fr., Lichenographia Scandinavica. (1871).

14. Fuisting, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. Bot. Zeitg. XXVI. Jahrg. (1868).

15. Fünfstück, M., Die Fettabscheidung der Kalkflechten. Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. Bd. I. Stuttgart (1895). Hierzu Nachtrag, ibidem.

16. —— Der gegenwärtige Stand der Flechtenforschung nebst Ausblicken. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XX (1902). General-Versamml. Heft 1.

17. Körber, G. W., Systema Lichenum (1885).

18. Krabbe, G., Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung *Cladonia*. Leipzig (1891).

19. Krempelhuber, A. v., *Diplotomma calcareum* (Weiß), ein monographischer Beitrag zur näheren Kenntnis der kalkbewohnenden Krustenflechte. Flora (1853).

20. —— *Lichen esculentus* Pall. ursprünglich eine steinbewohnende Flechte. Verh. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien (1867). Mit einer Tafel.

21. Lang, E., Beiträge zur Anatomie der Krustenflechten. Fünfstücks Beitr. z. wiss. Botanik Bd. V (1903).

22. Lindau, G., Über die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora (1888).

23. —— Die Beziehungen der Flechten zu den Pilzen. Hedwigia Bd. 34 (1895).

24. —— Lichenologische Untersuchungen. Heft 1. Dresden (1895).

25. Lutz, K. G., Über die sogenannte Netzbildung bei *Ramalina reticulata* Krplhbr. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XII, Heft 7 (1894).

26. Miyoshi, M., Über den Chemotropismus der Pilze. Bot. Zeit. LII. Jahrg. (1894).

27. Nilson, Birger, Zur Entwicklungsgeschichte, Morphologie und Systematik der Flechten. Botaniska Notiser Heft 1 (1903).

28. Nylander, Synopsis methodica lichenum, pars I (1858).

29. Pierce, G. J., On the mode of dissemination and on the reticulation of *Ramalina reticulata*. Bot. Gaz. Bd. XXV (1898).

30. Reichardt, Über die Mannaflechte. Verh. der k. k. zool. Ges. Wien (1864).

31. Reinke, J., Abhandlungen über Flechten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXVI (1894), XXVIII (1895), XXIX (1896).

32. Schrenk, Herm. v., On the Mode of dissemination of *Usma barbata*. Transaction Acad. Science of the Louis Bd. III (1898).

33. Schwendener, S., Über die Apothecia primitus aperta und die Entwicklungsgeschichte der Apothecien im allgemeinen. Flora (1864).

34. —— Untersuchungen über den Flechtenthallus, in Nägelis Beitr. z. wiss. Botanik. Heft 2—4. Leipzig (1861—1868).

35. —— Über Bau und Wachstum des Flechtenthallus. Vierteljahr. d. naturf. Vers. zu Zürich (1860).

36. —— Über den angeblichen Protothallus der Krustenflechten. Flora (1866).

37. —— Algentypen der Flechtengonidien. Basel (1869).

38. —— Erörterungen zur Gonidienfrage. Flora (1872).

39. Stahl, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Heft 1 u. 2. Leipzig (1877).

40. Stahlecker, Eug., Untersuchungen über Thallusbildungen und Thallusbau in ihren Beziehungen zum Substrat bei siliciseden Krustenflechten. Inaug.-Diss. Würzburg (1905).

41. Steiner, J., *Verrucaria calciseda*, *Petractis exanthematica*. Ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Krustenflechten. Klagenfurt (1881).

42. Tulasnes, Mémoire pour servir à l'histoire organographique et physiologique des Lichens. Ann. d. sc. nat. de Botanique, 3. sér., T. XVII (1852).

43. Vallot, J., Sur la vitesse de croiscance d'un lichen saxicole. Revue génér. de Botanique Bd. VIII (1896).

44. Winter, G., Zur Anatomie einiger Krustenflechten. Flora (1875).
45. —— Über die Gattung *Sphaeromphale* und Verwandte. Ein Beitrag zur Anatomie der Krustenflechten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. X (1876).
46. Zahlbruckner, A., Die Abhängigkeit der felsbewohnenden Flechten von ihrer Unterlage. Mitt. d. Sekt. f. Naturk. d. Österr. Touristen Klub, Jahrg. II, Nr. 11 (1890).
47. Zopf, W., Anatomische Anpassung der Schlauchfrüchte an die Funktion der Sporenentleerung. Halle (1884).
48. Zukal, H., Flechtenstudien. Denkschr. d. math.-naturw. Klasse d. K. K. Akad. d. Wiss. Bd. XLVIII. Wien (1884).
49. —— Über das Vorkommen von Reservestoffbehältern bei Kalkflechten. Bot. Zeit. Nr. 45 (1886).
50. —— Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten. Abt. I, II, III. Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien der math.-naturw. Klasse Bd. CIV (1895) und Bd. CV (1896).

Inhaltsübersicht
